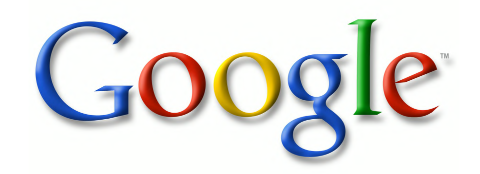


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

**Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

**About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/


COUNTWAY LIBRARY
HC 1DYL C

HARVARD MEDICAL LIBRARY
IN THE
FRANCIS A. COUNTWAY
LIBRARY OF MEDICINE

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

C. S. Minot
Boston. 1877

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Charles S. Minot
1877

# Zeitschrift

für

# WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

herausgegeben

von

**Carl Theodor v. Siebold,**
Professor an der Universität zu München,

und

**Albert v. Kölliker,**
Professor an der Universität zu Würzburg,

unter Mitwirkung von

**Ernst Ehlers,**
Professor an der Universität zu Göttingen.

---

## Achtundzwanzigster Band.

**Mit Siebenundzwanzig Tafeln und vierzehn Holzschnitten.**

---

**LEIPZIG,**
Verlag von Wilhelm Engelmann.
1877.

Digitized by Google

Digitized by Google

# Inhalt des achtundzwanzigsten Bandes.

## Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben den 30. Januar 1877.



## Drittes Heft.

Ausgegeben den 8. März 1877.



Digitized by Google

## Viertes Heft.

Ausgegeben den 23. April 1877.



Digitized by Google

# Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien.

## Zweite Mittheilung.

## Die Gattung Halisarca.

Von

**Franz Eilhard Schulze** in Graz.

Mit Tafel I—V.

Im Jahre 1838 berichtete DUJARDIN [siehe Nr. 1 des Literaturverzeichnisses am Ende dieses Aufsatzes] von einem »fleischigen, weisslichen, halbdurchscheinenden, etwas gelatinösen und gewissen zusammengesetzten Ascidien äusserlich ähnlichen« Organismus, welchen er an der Küste von Calvados, der Basis von Laminaria palmata in Plaqueform aufsitzend, gefunden hatte. Obwohl er in demselben keinerlei Skelettheile, weder Krystalle noch Spicula, sondern nur unregelmässig gestaltete granulirte Körperchen von $^1/_{25}$ Mm. Durchmesser wahrnahm, welche nach Verlauf einiger Zeit dünne Fortsätze ausschickten und schliesslich von dehnbaren, langsam ihre Form ändernden Fäden umgeben (also amöboide Zellen) waren, so vermuthet er doch dessen Verwandtschaft mit den Spongien und gab ihm den Namen Halisarca.

Wieder aufgefunden und nach selbstständigem Studium unter dem Speciesnamen Halisarca Dujardini in die Reihe der damals bekannten Spongien aufgenommen wurde dieses Wesen dann im Jahre 1842 von GEORGE JOHNSTON [Nr. 2], welcher es in der Berwick-Bay von Holy-Island an Laminaria digitata und an der Unterseite von zur Ebbezeit entblössten Steinen ziemlich häufig antraf. Der kurzen Beschreibung DUJARDIN's fügte JOHNSTON noch einige characteristische Züge hinzu. Er machte zunächst auf die stroh- oder ockergelbe Farbe und auf kleine rundliche, farblose Fleckchen aufmerksam, deren einige, durch ihre Grösse auffallend, den Auswurfsöffnungen (oscula) der übrigen Spon-



Digitized by Google

gien, die übrigen kleineren den wahren Schwammporen (pori) verglichen wurden, und unterschied eine etwas festere und gefärbte Hautschicht von der inneren helleren Gallertmasse. In der Fig. 8, Plate XVI seines Werkes [Nr. 2] gab JOHNSTON auch eine colorirte Abbildung in natürlicher Grösse von dem auf einem Steine ausgebreiteten Schwamm.

Weitere Mittheilungen über Halisarca machte darauf im Jahre 1859 LIEBERKÜHN [Nr. 3], welcher dieselbe bei Helgoland an der Unterseite grösserer, bei der Ebbe ganz oder fast entblösster Steine fand. An der Oberfläche der weisslich grauen, rundlichen oder unregelmässigen, einige Linien dicken Krusten bemerkte LIEBERKÜHN oft ein baumartig verzweigtes System von Canälen, welches in eine etwas über die glatte Oberfläche des Thieres hervorragende Ausflussröhre ausmündet. An der ganzen Oberfläche des Schwammes liessen sich kleine Einströmungslöcher von kreisförmiger oder elliptischer Gestalt erkennen, deren gelegentliches Schliessen und Wiederöffnen beobachtet werden konnte. In der gallerthellen Grundsubstanz wurden stark lichtbrechende, Zellkernen ähnliche Körperchen, und in der Tiefe dicht aneinander gedrängt kuglige Wimperapparate bemerkt, bestehend aus einer einfachen Lage kleiner Wimperzellen, deren ziemlich lange Wimpern in das Innere des Hohlraumes hineinragten. Die Anordnung und Verbindung der verschiedenen Hohlräume und Gänge wurde indessen von LIEBERKÜHN nicht klar erkannt.

Das bahnbrechende Werk OSCAR SCHMIDT's über die Spongien des adriatischen Meeres [Nr. 4] brachte im Jahre 1862 folgende kurze Characteristik der die Familie der Halisarcidae ausmachenden Gattung Halisarca: »Spongiae molles, non fibrosae, corpuscula calcarea vel silicea non continentes«, sowie die Beschreibung einer im adriatischen Meere, bei Sebenico, gefundenen neuen Species, Halisarca lobularis mit folgender Diagnose: »Halisarca obscure violacea irregulariter plicata et lobosa«. OSCAR SCHMIDT glaubte bei der Characterisirung dieser neuen Schwammgruppe, im Gegensatz zu gewissen ebenfalls skeletlosen Gummineen, den Nachdruck auf die nicht faserige, sondern zellige Natur des Parenchyms legen zu müssen.

An der durch die eigenthümliche Faltenbildung und intensive Färbung ausgezeichneten neuen Species Halisarca lobularis fand SCHMIDT eine glatte oder mit vielen unregelmässig sich erhebenden lappigen Fortsätzen besetzte und von Einströmungslöchern durchbohrte Oberfläche, unter welcher sofort eine »dichtere, körnige Schicht, worin man ohne weitere Behandlung zarte Zellenumrisse sieht. Nach innen geht diese dichtere Schicht in ein lockeres Sarkodenetz über«. Ausströmungslöcher wurden nicht mit Bestimmtheit wahrgenommen.

Digitized by Google

Nachdem Oscar Schmidt jedoch im nächsten Jahre noch eine zweite Halisarcaart im adriatischen Meere (in Venedig) aufgefunden hatte, welche ausser anderen Eigenthümlichkeiten auch in ihrem gallertigen Parenchym verzweigte und netzförmig verbundene Faserzüge erkennen liess, so gab er 1864 in seinem ersten Supplement zu den Spongien des adriatischen Meeres, p. 40 den Mangel der Faserbildung als einen Character der Gattung und Familie auf, und bezeichnete die Halisarcidae einfach als »Spongiae corpuscula calcarea vel silicea non continentes, mollissimae«.

Die neue Species, Halisarca guttula, characterisirte O. Schmidt folgendermassen: »Halisarca flavescens-albida vel decolor, sub forma guttarum vel stratorum mucosorum corpora involvens et incrustans. Fibrae sarcoideae maxime distinctae ramificantur et in rete satis tenax complectuntur«. Von der hellen, schleimigen Parenchymmasse liess sich eine, einem zelligen Ueberzuge ähnliche Randschicht unterscheiden, in welcher sich Einströmungslöcher und Röhren fanden.

In seinem Monograph of the British Spongiadae, p. 224, beschreibt Bowerbank im Jahre 1866 unter der Bezeichnung Hymenacidon Dujardini einen Schwamm, welchen er trotz des Besitzes von Kieselnadeln als mit Halisarca Dujardini, Johnston identisch hinstellt. Es beruht dies aber, wie schon Oscar Schmidt hervorhob[1]), auf einem Irrthum. Sicherlich lag der Beschreibung Bowerbank's weder die Halisarca Dujardini, noch überhaupt eine Halisarca zu Grunde.

Auf die feineren Bauverhältnisse der beiden adriatischen Halisarcaarten H. lobularis und guttula ging Oscar Schmidt in seinem 1868 erschienenen dritten Supplement[2]) [Nr. 7, p. 24] etwas näher ein.

Bei Halisarca guttula bemerkte er in der amorphen, mit eingesprengten Zellen versehenen und gelegentlich gefaserten Grundsubstanz ein Geflecht von weiteren und engeren Canälen, deren letztere von Flimmerzellen ausgekleidet waren. Mit diesem Fachwerk der Grundsubstanz zwischen den Canälen fand er eine durch lacunöse Räume abgetrennte oberflächliche Rindenschicht von derselben histiologischen Beschaffenheit in directer Verbindung.

An Halisarca lobularis, welche ausser im adriatischen Meere auch noch bei Cette aufgefunden wurde, sah Schmidt in der dicken Haupt- (oder Rinden-) Masse länglich ovale, radiär gerichtete Zellensubstanzinseln. Dieselben waren sowohl nach aussen gegen die Oberfläche, als gegen einander durch schmale Lagen gallertiger Substanz abgegrenzt, welche letztere sich direct in ein lockeres Flechtwerk

1) Zweites Supplement zu den Spongien des adriatischen Meeres. 1866. p. 16.
2) Die Spongien der Küste von Algier. 1868, p. 24 u. Taf. V, Fig. 2, 3 u. 4.



Digitized by Google

nach abwärts fortsetzte. Ausserdem fand sich ein Canalsystem, welches mit Poren an der Oberfläche, und unten in Lückenräume der Geflechtschicht mündete, wahrscheinlich auch seitliche Abzweigungen in die Zellensubstanz abgeben sollte.

Uebrigens wurde später von H. J. Carter die Spongiennatur der Halisarca guttula O. Schmidt's bezweifelt [Nr. 9, p. 47, und 10, p. 27]. Auf Grund einer selbstständigen Untersuchung des von O. Schmidt an das British Museum gelieferten Exemplares und der Beschreibung des Entdeckers selbst glaubte nämlich Carter diesen Organismus für eine zusammengesetzte Ascidie erklären zu müssen. Doch wurde diese Annahme Carter's noch in demselben Jahre 1873 energisch zurückgewiesen durch Giard, welcher bei der Aufzählung solcher Thiere, die eine gewisse äussere Aehnlichkeit mit dieser oder jener zusammengesetzten Ascidie zeigen, auch eine Myxospongie anführt [Nr. 11, p. 488]. Giard beschreibt zunächst eine neue Species von Halisarca, welche in Form dünner Krusten mit glatter Oberfläche neben Botrylloides rubrum am Strande von Wimereux bei Boulogne vorkommt und durch ihre theils ziegelrothe, theils orangegelbe Färbung nicht nur im Allgemeinen den Farbenton des Botrylloides rubrum wiedergeben, sondern sogar durch ähnliche Zeichnung und übereinstimmende Form und Grösse sowohl des übrigen Körpers, als auch besonders der Oscula und Cloakenöffnungen jener Synascidie täuschend ähnlich werden soll. Er nennt sie deshalb Halisarca mimosa.

Eine andere bei Roscoff an der Basis von Cystosira häufig gefundene Halisarcaform, welche sich durch eine faltig-höckerige, »cerebroide« Oberfläche, durch derbere Consistenz, wenig deutliche Oscula und eine bald gleichmässig carminrothe, bald mehr in's Gelbliche spielende Färbung auszeichnet, hält Giard für nahe verwandt mit der Halisarca guttula Oscar Schmidt's. Es gelang Giard von dieser »Halisarca de Roscoff« Eier, einige Furchungsstadien und eine flimmernde Larve zu beobachten. Nach den beigegebenen Abbildungen erfahren die grossen, amöboider Veränderung fähigen Eier eine totale, ziemlich reguläre Furchung. Die als Planogastrula bezeichnete Larve lässt zwei concentrische Zellenlager erkennen, ein äusseres, welches aus schmalen Geisselzellen, und ein dieser dicht anliegendes inneres, welches aus mehr cubischen Zellen besteht.

Es folgten alsdann im Jahre 1874 Mittheilungen über den Bau und die Entwicklung von Halisarca Dujardini und Halisarca lobularis von Carter. [Nr. 12, 13 und 14.]

Derselbe hatte an der Südküste von Devon bei Budleigh-Salterton zwischen Ebbe- und Fluthgrenze zuerst die Halisarca Dujardini, John-

Digitized by Google

ston mit gelblich grünlicher Färbung an Chondrus crispus und anderen Algen aufgefunden und theilte zunächst [Nr. 12] einzelne Beobachtungen über die sogenannten Spongozoa (d. i. die Entodermzellen) jenes Schwammes mit. Er hatte nämlich eine Aufnahme von Indigokörnchen durch diese je eine Geissel tragenden, und nach der Isolirung zum Aussenden von Pseudopodien befähigten Zellen beobachtet. Eine Communication der Geisselkammern mit den zuführenden Poren und den ausführenden Canälen vermuthet er zwar, hatte sie aber nicht direct erkannt.

Später fand CARTER [Nr. 13] an demselben Orte auf der Unterseite von Steinen auch die von OSCAR SCHMIDT in der Adria entdeckte Halisarca lobularis in Form flacher, lappiger Krusten mit wulstiger aber glatter Oberfläche. Jeder Wulst bestand wieder aus kleinen Läppchen, welche durch eckige Lücken von einander geschieden waren. Die Färbung erschien an den vorspringenden Theilen rosenroth, an den tieferen Partien bräunlich gelb. Einzelne zerstreut stehende Oscula konnten zwar mit blossem Auge erkannt werden, ragten aber nicht über die übrige Oberfläche hervor. Auf dem Gipfel jedes secundären Läppchens fand sich ein porus in Gestalt einer mikroskopisch kleinen rundlichen Oeffnung. In dem aus durchscheinender Grundsubstanz mit eingelagerten körnigen Zellen bestehenden Parenchym lagen zahlreiche sackförmige, oder an der inneren Seite conisch verlängerte und in je einen engen Canal übergehende Geisselkammern. Ferner fand CARTER ein Netzwerk von engen Canälen, welches sich von den pori der Oberfläche nach einwärts erstreckte, sowie ausserdem ein baumartig verästeltes System von abführenden Gängen, welche zu den Oscula zogen.

CARTER schloss nun, dass das Wasser durch die auf der Spitze der einzelnen lobuli befindlichen pori einströme, durch das erwähnte netzförmige Porencanalsystem in die Geisselkammern eintrete und von diesen durch ihre conisch verschmälerten Endtheile in das zu den Osculis leitende verästelte Canalsystem nach aussen geführt werde. Ausdrücklich hebt CARTER hervor, dass nur die auf den Spitzen der lobuli beobachteten mikroskopischen pori und nicht etwa die von ihm zwischen den einzelnen lobulis gesehenen dreieckigen Lücken zum Einführen des Wassers bestimmt seien, dass letztere vielmehr blind endigten, »lead to nothing«.

Die Zellen der Geisselkammern, welche allein den die rothe Färbung des Schwammes bedingenden Farbstoff enthalten, nahmen bei Fütterungsversuchen ebenso wie die »spongozoa« von Halisarca Dujardini Indigokörnchen auf.

Nachdem es nun CARTER auch noch gelungen war, an der erwähn-

Digitized by Google

ten Localität im Juli und August die Halisarca lobularis mit reifen Eiern und mit Embryonen aufzufinden, gab er [Nr. 15] die Beschreibung des Schwammes im geschlechtsreifen Zustande und eine eingehende Schilderung der Eier und der ersten Entwicklungsstadien bis zur freischwimmenden bewimperten Larve. Er fand die geschlechtsreifen Halisarcakrusten zunächst in der Weise verändert, dass die äussere Partie, die dicke Rindenlage, zu einer einfachen dünnen Hüllkapsel mit nur wenigen Geisselkammern atrophirt erschien; und dass sich die ausführenden Canäle unter dieser Decklage zu grossen Hohlräumen erweitert hatten. Diese durch das Osculum direct nach aussen öffnenden Hohlräume enthielten nun ganze Haufen von Eiern in allen Entwicklungsstufen bis zum fertigen Embryo. Während die Gesammtmasse der Eier und Embryonen von einer gemeinsamen sackförmigen Membran umschlossen war, besass auch jeder einzelne in der Entwicklung begriffene Embryo noch seine eigene besondere Kapsel.

Die äussere Oberfläche des ganzen Schwammes fand Carter zur Zeit der Geschlechtsreife mit Cilien besetzt [Nr. 15, p. 328 und Taf. XX, Fig. 1].

Die ersten Spuren der sich entwickelnden Eier fanden sich als kleine Zellen zu jeder Jahreszeit im gallertigen Grundgewebe zwischen den Geisselkammern, versehen mit einer amöboider Bewegung fähigen Sarkodehülle. Diese äussere hyaline Sarkodeschicht unterscheidet Carter auch später noch von dem eigentlichen Eidotter; sie soll sich in jene Kapsel umwandeln, welche nach Carter's Anschauung das Ei während seiner Fortentwicklung zur Flimmerlarve umhüllt. Wenn das Ei seine vollständige Reife und einen Durchmesser von 0,15 Mm. erreicht hat, gelangt es in die an der Unterseite der Schwammkruste befindliche Bruthöhle und tritt in die zweite Periode der Entwicklung, welche die Furchung umfasst. Letztere ist eine totale und verläuft insofern ganz regelmässig, als zunächst zwei, und darauf durch fortgesetzte Zweitheilung vier, acht, sechzehn u. s. w. scheinbar gleiche Furchungskugeln gebildet werden. Da Carter eine Furchungshöhle weder erwähnt noch zeichnet, so scheint er eine solche nicht beobachtet zu haben.

In der dritten Periode, welche von der Ausbildung der bewimperten Embryonen bis zum Festsetzen derselben gerechnet wird, fällt zuerst die Entwicklung der Cilien an der ganzen Oberfläche des abgefurchten und zunächst noch kugligen Eies auf. Diese Cilien sollen einem besonderen Ektodermzellenlager angehören und an den vorderen zwei Dritteln des Embryo viel länger sein als an dem hinteren Drittel, wo sie dem Körper dichter anliegen und nur am äussersten Pole einen kleinen vorstehenden Schopf bilden. Zugleich mit der jetzt erfolgenden Umwandlung des

Digitized by Google

bisher kugligen in einen ovalen Körper von 0,2 Mm. Länge lässt sich das Auftreten einer rothvioletten Färbung bemerken, welche, derjenigen der Spongozoen des mütterlichen Schwammes gleichend, am hinteren Dritttheil besonders intensiv ist. Bei etwas älteren Embryonen bemerkte Carter einen kleinen cilienlosen, papillären Vorsprung im Centrum des breiten Vorderendes und eine Gruppe cilienloser Zellen am hinteren Ende, welche, die Haare des ersterwähnten Schopfes zur Seite drängend, etwas vorragen und mit einem den centralen Raum des Embryo einnehmenden grösseren Haufen gleichartiger Zellen in Verbindung stehen. Das weitere Schicksal dieser Embryonen konnte nicht ermittelt werden.

Im Jahre 1876 erschien eine kurze Notiz zur Anatomie von Halisarca Dujardini [Nr. 17] von Gottlieb v. Koch. Derselbe fand als Hauptmasse der knolligen oder platten von Helgoland stammenden Schwammkrusten ein Gewebe, welches aus einer sehr elastischen, structurlosen und durchsichtigen Zwischensubstanz, und in dieser zerstreut liegenden, unregelmässigen Zellen mit kurzen Fortsätzen und einigen grösseren kugligen Zellen mit deutlichem Kern (wahrscheinlich jungen Eiern) bestand, und bezeichnete dasselbe, meiner Auffassung der entsprechenden Gewebslage bei Sycandra folgend, als Mesoderm. Dieses gallertige Mesoderm ist nun nach Koch durchzogen von nahezu cylindrischen, zelligen, gewöhnlich sehr unregelmässig verlaufenden Entodermröhren und einzelnen Intercanälen. Die Oberfläche des Schwammes überzieht eine einfache als Ektoderm bezeichnete Zellenschicht, deren Elemente den Zellen des Mesoderms bis auf die fehlenden Fortsätze gleichen, und welche nach aussen eine der gallertigen Zwischensubstanz des Mesoderms gleichende, nahezu überall gleich dicke und an einzelnen Stellen eine zarte Streifung zeigende Cuticula ausgeschieden haben.

Ob die im Mesoderm bemerkten, der Cuticula entbehrenden Intercanäle auch eine zellige Ektodermbekleidung besitzen oder nicht, konnte nicht festgestellt werden.

Bei Gelegenheit einiger Bemerkungen über die Morphologie der Spongien überhaupt theilte El. Metschnikoff mit [Nr. 18], dass er an der Oberfläche einer Halisarca einen deutlichen Ektodermzellenüberzug, bestehend aus einer Schicht platter, epithelialer, kernhaltiger Zellen gefunden habe, und dass die darunter liegende Hauptgewebsmasse nicht als ein Syncytium, sondern als eine Bindesubstanz mit gesonderten Zellen aufzufassen sei.

Die jüngsten mir bekannt gewordenen Mittheilungen über Bau und Entwicklung von Halisarca rühren von Barrois her [Nr. 19], welcher

Digitized by Google

an der Nordküste Frankreichs sowohl Halisarca Dujardini, Johnston, als auch H. lobularis O. Schmidt, letztere in rothen, violetten und braunen Farbenvarietäten auffand.

Nach Barrois besteht der Körper dieser beiden Arten, speciell wohl der Halisarca lobularis, aus einer gallertigen, amorphen Sarkode mit Kernen, dem Mesoderm, welches durchzogen wird von unregelmässig verästelten Canälen, deren Wände hie und da, oft auch ringsum mit (aus Entodermzellen gebildeten) Geisselkammern besetzt sind, »aux parois desquels sont attachées cà et là des corbeilles vibratiles«.

Die äussere Oberfläche des ganzen Schwammkörpers ist bedeckt mit einer dünnen, einschichtigen Wimperzellenlage, dem Ektoderm.

Die Entwicklungsvorgänge konnten von Barrois am Besten bei Halisarca lobularis studirt werden. Die im gallertigen Mesoderm gelegenen Eier erschienen im Ganzen ziemlich durchscheinend, nur im Centrum etwas granulirt; sie waren gewöhnlich kuglig, jedoch amöboider Bewegung fähig. Spermatozoen wurden von Barrois nicht gefunden.

Bei der ersten Furchung fiel die wellige Biegung der Trennungsfläche auf, welche Unregelmässigkeit mit dem häufigen Auftreten von drei und fünf Furchungskugeln in Verbindung gebracht wurde. In jenem Stadium, in welchem acht Furchungskugeln vorhanden sind, erschienen sechs im Kreise geordnet, während die beiden andern zum Schlusse der zwei Oeffnungen dienten, und so eine erste Furchungshöhle gebildet war. Ferner wurden Stadien beobachtet, in welchen zwei Kreise von je sieben und neun Zellen übereinander lagen und die Endlücken durch je zwei oder vier Zellen geschlossen waren. Schliesslich entstand eine Hohlkugel, gebildet aus einer Lage von zahlreichen, durch weitere Zweitheilung sich noch vermehrenden und verkleinernden rundlichen oder annähernd cubischen Zellen. Nachdem nun diese Zellen sich in der Richtung der Achse des Embryo verlängert und so die Gestalt schmaler Prismen angenommen hatten, erschienen an ihrer äusseren Endfläche die Geisseln, und es trat in der inneren Partie ein röthliches, körniges Pigment auf. In diesem Stadium sprengten die Larven die mütterliche Mesodermhülle und gelangten nach aussen in das umgebende Wasser.

An diesen freien Larven von eiförmiger Gestalt fand sich nun zuerst ein Unterschied der Regionen, sowie ein Vorn und Hinten dadurch markirt, dass an dem beim Schwimmen nach hinten gekehrten Drittheil die Geisseln bedeutend kürzer erschienen und die braunrothe Färbung kräftiger hervortrat als an dem vorderen Theile. Später wurden die Zellen des hinteren Drittheiles etwas breiter und länger, und drängten

Digitized by Google

sich weiter vor, ohne jedoch ihre kurzen Geisseln zu verlieren; während sich die Zellen der vorderen zwei Dritttheile ein wenig abplatteten und ihre Färbung verloren.

Leider hat nun auch Barrois den Act des Festsetzens und die Metamorphose dieser reifen Larvenform in den festsitzenden Schwamm nicht direct beobachten können; jedoch schliesst er aus Beobachtungen, welche er einerseits an schon fixirten und metamorphosirten Thieren, andererseits aber an solchen Larven, welche abnormer Weise schon einzelne Umwandlungen, z. B. die Ausbildung von Geisselkammern vor dem Festsetzen erfahren hatten, dass die Larve sich mit dem Hinterende festsetze. Aus den grossen prismatischen Zellen des hinteren Dritttheiles sollen alsdann die Geisselkammern nebst dem Mesoderm, aus den hellen platten Zellen des vorderen Körpertheiles der Larve aber das Geisseln tragende einschichtige Ektodermzellenlager hervorgehen. Die beim ausgebildeten Schwamm das Mesoderm durchziehenden Canäle sind nach Barrois »des cavités irrégulières, qui s'y creusent plus tard«.

---

Ist nun durch diese Reihe von allmälig immer tiefer eindringenden Untersuchungen unsere Kenntniss vom Bau und von der Entwicklung der Halisarca schon ziemlich weit gefördert worden, so ist doch andererseits noch so vieles unklar und zweifelhaft, oder auch gänzlich unerforscht geblieben, dass bei dem hohen Allgemeininteresse, welches gerade diese Schwammgattung in Anspruch nimmt, eine neue Untersuchung derselben besonders wünschenswerth erscheinen musste.

Sollten die im Folgenden mitgetheilten Resultate meiner eigenen Bemühungen wirklich zu einer nennenswerthen Erweiterung der Erkenntniss dieser wichtigen Spongien führen, so würde ich mich glücklich schätzen, muss jedoch von vornherein bemerken, dass ein solcher Erfolg zum grössten Theil dem günstigen Umstande zugeschrieben werden müsste, dass ich einerseits durch die zoologische Station in Triest und deren Verbindung mit dem Grazer zoologischen Universitätsinstitut fast ein ganzes Jahr hindurch lebende Halisarken zur Disposition hatte, und andererseits in der mir zur freiesten Benutzung offen stehenden Spongiensammlung meines verehrten Vorgängers, Prof. Oscar Schmidt, eine Anzahl gut erhaltener und von des Meisters Hand selbst etiquettirter Originalexemplare mit seiner Zustimmung vergleichend untersuchen konnte.

Für die Uebersendung einiger in Spiritus gut conservirter Exemplare von Halisarca Dujardini aus der Kieler Bucht bin ich Herrn Prof. Moebius, und für einige weniger gut erhaltene Stücke derselben Art aus

Digitized by Google

der Nordsee der Direction des Berliner zoologischen Museums zum grössten Dank verpflichtet. Aus der zoologischen Station in Neapel erhielt ich ein grosses Exemplar von Halisarca Dujardini. In einer mir gütigst zur Durchsicht zugesandten grösseren Spongiencollection des Herrn Kaufmann GODEFROY in Hamburg und des Berliner zoologischen Museums fanden sich leider keine Halisarca.

Die von mir lebend untersuchten bei Triest gefundenen Halisarcaformen rechne ich zu den beiden bereits von anderen Orten her bekannten Species Halisarca lobularis Schmidt und Halisarca Dujardini, Johnston, welche letztere Art übrigens, wie weiter unten nachgewiesen werden soll, auch die Halisarca guttula OSCAR SCHMIDT's umfasst.

Ich werde zuerst die an Halisarca lobularis gewonnenen Untersuchungsresultate mit gleichzeitiger Berücksichtigung der Angaben anderer Forscher mittheilen, und dann in derselben Weise die Halisarca Dujardini beschreiben.

## Halisarca lobularis, Oscar Schmidt.

Wie die von CARTER an der Südküste von England und von BARROIS an der Nordküste Frankreichs studirten, so fanden sich auch die bei Triest gesammelten Exemplare von Halisarca lobularis stets als krustenartige Ueberzüge der Unterseite hohl liegender Steine. Besonders reichlich kamen sie an seichteren Stellen der Bai von Muggia und des Hafeneinganges von Triest unmittelbar vor dem Gebäude der zoologischen Station vor.

Wenn auch Grösse, Form und Consistenz der Krusten mannigfach variiren und eine ganze Anzahl verschiedener Farbenvarietäten vorkommen, so bedingen doch die feineren Reliefverhältnisse der Oberfläche einen so eigenthümlichen Sammetreflex, und zeigen die Randcontouren so characteristische lappenartige Vorsprünge, dass es dem Geübten nicht schwer fällt, den lebenden Schwamm in seinen verschiedenen Erscheinungsformen auch mit blossem Auge sofort zu erkennen, und von anderen ähnlichen Gebilden, wie zusammengesetzten Ascidien und dergleichen, sicher zu unterscheiden.

Was die Ausdehnung der Krusten betrifft, so habe ich dieselben von allen möglichen Dimensionen, vom Umfang eines Stecknadelkopfes bis zur Grösse einer Handfläche vor mir gehabt. Die keineswegs an allen Stellen gleiche Höhe beträgt im Durchschnitt 2—3 Mm., kann aber stellenweise bis zu 6 Mm. und mehr sich erheben.

In Betreff der Form will ich hier zunächst die dem unbewaffneten Auge sich darbietende Figuration des äusseren Umrisses und des Oberflächenreliefs berücksichtigen. Die kleinsten Exemplare pflegen eine

Digitized by Google

ziemlich rein kreisförmige Randcontour und eine gleichmässige, oft mehr als halbkuglige Wölbung der Oberfläche zu zeigen. Bei weiterem Wachsthum entsteht durch vorwiegend seitliche Ausdehnung eine unregelmässig geformte Platte mit abgerundet lappigen Seitenvorsprüngen und mit einer entweder ganz ebenen oder leicht höckerigen Oberfläche, welche, am Rande mit schwach convexer Wölbung, so abfällt, dass ein der Unterseite unmittelbar aufliegender, mehr oder minder scharfer unterer Seitenrand entsteht. Hin und wieder, jedoch durchaus nicht immer, springt eine (selten mehrere) Oscularröhre als scharf abgesetzte Erhebung über die übrige Oberfläche vor. Wenn sich, wie dies häufig genug geschieht, die unregelmässig und nach den verschiedensten Richtungen vorwachsenden lappenförmigen Randausbreitungen an einzelnen Stellen seitlich berühren, so verschmelzen sie daselbst miteinander und umschliessen so eine oder mehrere freibleibende Regionen der Steinfläche. Auf diese Weise können manche Krusten sogar eine netzförmige Gestalt gewinnen.

Während ich im Winter fast nur kleine Krusten mit flacher Oberfläche erhielt, so bekam ich mit dem beginnenden Frühling, und noch mehr im Sommer bis zum September hin, vorwiegend grössere und mit eigenthümlich faltenartigen, wulstigen Erhebungen versehene Exemplare. Nur von diesen letzteren gilt die ursprüngliche Diagnose Oscar Schmidt's: »irregulariter plicata et lobata«. Es gleichen diese Wülste an vielen Stellen den gyri der menschlichen Hirnrinde, erscheinen aber hie und da auch wohl einfach halbkuglig. Bisweilen erheben sie sich bis zu 10 Mm. über die Unterlage und lassen, je nach ihrer Entwicklung sich mehr oder weniger dicht aneinander drängend, die zwischenliegenden Furchen bald schmal und tief, bald mehr breit und seicht erscheinen. Es kann übrigens wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese Falten, deren grösste Entwicklung in die Zeit der Geschlechtsreife, nämlich Juli und August fällt, durch das fortschreitende Wachsthum der ganzen Kruste nach bereits erfolgter Befestigung des Randsaumes an der Unterlage entstehen.

Löst man eine Kruste vorsichtig von der Steinfläche ab, so erkennt man, dass sie derselben keineswegs überall dicht anliegt. Zwar ist die Randpartie fast durchgehends angewachsen, der ganze übrige Theil liegt aber grösstentheils hohl und ist nur durch einzelne von der Unterseite des Schwammes abgehende Vorsprünge hie und da befestigt.

Merkwürdig differiren die Angaben der früheren Untersucher über die Consistenz. Während der Entdecker den Schwamm »sehr weich, fast matschig« nennt, spricht Barrois von einer »consistance semi-cartilagineuse« und vergleicht dieselbe gelegentlich derjenigen des Kaut-

Digitized by Google

schuks. Ich selbst fand die Consistenz zwar nicht immer gleich, doch im Allgemeinen etwa derjenigen der Brodkrume ähnlich. Der Angabe Barrois', dass sich feine Schnitte von dem lebenden Schwamm nicht anfertigen lassen, kann ich nicht beistimmen. Ich habe mit einem frisch geschliffenen Rasirmesser besonders von den dickeren Krusten stets senkrechte und Flächenschnitte erhalten können, hinlänglich transparent, um eine Untersuchung auch mit starken Vergrösserungen zu gestatten. Natürlich muss unter Seewasser geschnitten werden.

Von besonderem Interesse ist die ziemlich variable, bisweilen recht lebhafte Färbung. Während Oscar Schmidt dieselbe als dunkelviolett bezeichnete, fand Carter sie rothviolett oder rosenroth (»pinkish colour«) und von bald grösserer bald geringerer Intensität. Barrois nennt sie roth, violett oder braun.

Ich sehe mich genöthigt, geradezu mehrere Farbenvarietäten zu unterscheiden, von denen einige sogar an bestimmte Localitäten gebunden zu sein scheinen. Dieselben treten oft so scharf getrennt auf, dass ich anfangs glaubte, ganz verschiedene Arten vor mir zu haben; da jedoch weder die histiologische Untersuchung noch die biologische Erfahrung irgend einen constanten und durchgreifenden Unterschied erkennen liess, so habe ich sie sämmtlich der nämlichen Species zuweisen müssen.

Am häufigsten ist mir diejenige Farbenvarietät vorgekommen und daher auch vorwiegend zu meinen anatomischen Untersuchungen verwandt, welche ich wegen ihrer entschieden himmelblauen Färbung als coerulea bezeichnen muss. Sie kommt häufig in der Bai von Muggia vor, wo sie auch ziemlich souverain zu herrschen scheint; denn nur selten erhielt ich von dort eine oder die andere der übrigen Farbenvarietäten. So gewiss nun auch diese in Fig. 1 und 2 möglichst getreu wiedergegebene Farbe im Allgemeinen als himmelblau zu bezeichnen ist, so erscheint sie doch weder an den verschiedenen Krusten, noch an allen Stellen ein und derselben Kruste durchaus gleichartig. Während nämlich in einigen Fällen das Blau ganz rein, hell und frisch ist, zeigt es sich in anderen matt, ein wenig in's Grünliche oder auch Violette spielend. Während an einzelnen blauen Krusten alle Theile, die Vorsprünge wie die Vertiefungen, denselben Farbenton haben (Fig. 1), erscheinen bei anderen nur die Gipfel der wulstigen Vorsprünge oder gyri blau gefärbt, die übrigen den Furchen entsprechenden oder der Unterlage mehr glatt aufliegenden Partien dagegen gar nicht blau, sondern graugelb (Fig. 2), eine Ungleichmässigkeit der Färbung, auf welche auch schon Carter aufmerksam gemacht hat. Im Allgemeinen fand ich diese himmelblaue Farbe zur Zeit der Geschlechtsreife am reinsten und

Digitized by Google

gleichmässigsten ausgebildet. Krusten, welche ich im September nach dem Ausschwärmen der Larven erhielt, zeigten dagegen ein mattes dunkleres Blau mit einem Stich ins Violette. Letztere Färbung hat wahrscheinlich OSCAR SCHMIDT vor sich gehabt.

Eine andere, intensiv veilchenfarbene und daher als violacea zu bezeichnende Varietät erhielt ich nur einige Male im Frühling. Sie scheint demnach selten zu sein und stellt möglicher Weise nur eine Modification der vorigen dar, welcher man den Rang einer besonders zu benennenden Varietät streitig machen könnte.

Letzteres wird aber schwerlich mit der folgenden varietas rubra geschehen können, welche ausgezeichnet ist durch ein mattes Braunroth, das, hie und da heller werdend, bis ins Fleischfarbene und Blassgelbliche abklingen kann (Fig. 3). Diese rothe Färbung zeigten vorwiegend jene Krusten, welche in der Strandregion vor dem Stationsgebäude vorkommen.

Seltener als diese braunrothe oder rosenrothe Form, welche CARTER ausschliesslich studirt zu haben scheint, finde ich eine durch schöne leuchtende Carmin- oder Purpurfärbung ausgezeichnete Varietät, welche ich in Fig. 5 dargestellt und purpurea genannt habe.

Ebenfalls selten kommen Krusten von ganz dunkelbrauner oder selbst schwärzlicher Färbung zur Beobachtung. Für diese mag die Bezeichnung brunnea passend erscheinen.

Endlich finden sich hin und wieder blassgraugelbliche, fast farblose Exemplare, wie Fig. 4, für welche das Beiwort pallida bezeichnend sein dürfte.

Ich glaube demnach einstweilen die folgenden sechs Farbenvarietäten unterscheiden zu müssen: coerulea, violacea, rubra, purpurea, brunnea und pallida, von welchen wiederum die coerulea und violacea einerseits, die rubra, purpurea und brunnea andererseits unter sich näher verwandt zu sein scheinen, und die pallida möglicher Weise nur eine ausgeblasste rubra oder coerulea sein mag.

Während die bisher geschilderten Charactere unseres Schwammes sämmtlich ohne Weiteres mit blossem Auge wahrzunehmen sind, kann man sich durch Anwendung einer guten Loupe noch leicht von folgenden Baueigenthümlichkeiten auch ohne weitere Präparation überzeugen. Zunächst erkennt man bei einer derartigen Betrachtung im auffallenden Licht, dass die Oberfläche des Schwammes sowohl an den ebenen als den gewulsteten Partien keineswegs glatt, sondern vielmehr mit vielen kleinen unregelmässig rundlichen Höckern oder papillenartigen Erhebungen von 0,1—0,2 Mm. Durchmesser besetzt ist, welche sämmtlich ziemlich gleiche Höhe haben, durch schmale Substanzbrücken seitlich

Digitized by Google

verbunden und durch zwischen diesen Verbindungsbrücken gelegene, im Querschnitt unregelmässig eckige oder rundliche, tiefe, grubenartige Vertiefungen von einander getrennt erscheinen (Fig. 6). Gewöhnlich liegt eine derartige Vertiefung zwischen je drei benachbarten Vorsprüngen und gewinnt dadurch eine eingebaucht dreieckige Form. Um jede Erhebung herum aber liegen in der Regel sechs solcher Gruben. Am Seitenrande der ganzen Schwammkruste finden sich meistens so breite Verbindungsbrücken der äussersten Höcker, dass ein continuirlicher Randsaum hergestellt wird (Fig. 7). Bei wenig entwickelten Krusten, wie sie besonders im Winter und Frühling zur Beobachtung kommen, sind die Gipfel der Erhebungen ganz flach gewölbt, während sie dagegen im Sommer an den stärker gewucherten und weiter entwickelten Krusten mit einem oder mehreren zipfelförmigen Vorsprüngen versehen sind (Fig. 16 u. 20). Aehnliche zipfel-, lappen-, oder kolbenförmige Vorsprünge lassen sich zu jener Zeit auch an dem äussersten Seitenrande der Krusten, oft sogar in grosser Zahl und von erheblicher Länge erkennen (Fig. 7).

Ueber die feineren Bau- und Structurverhältnisse kann natürlich nur eine systematische Untersuchung mittelst starker Mikroskopvergrösserungen unter Anwendung der entsprechenden histiologischen Methoden genügende Auskunft geben.

Ich werde zunächst die zum Aufbau des Schwammkörpers überhaupt verwandten einfachen Gewebe im Allgemeinen characterisiren, darauf zur Beschreibung der feineren Bauverhältnisse des Schwammes übergehen, sodann die männlichen und weiblichen Keimproducte und ihre Entstehung schildern, und endlich dasjenige mittheilen, was ich von der Entwicklung habe ermitteln können.

Wenn ich die drei verschiedenen Gewebe, aus welchen der ganze Schwamm sich aufbaut, hier ebenso wie bei der (in meiner ersten Mittheilung über den Organismus der Spongien besprochenen) Sycandra raphanus als Ektoderm, Mesoderm und Entoderm bezeichne, so bedarf diese, eine ganz bestimmte Theorie involvirende Bezeichnung um so mehr einer Erläuterung, als ich ihre absolute Richtigkeit weder aus den bisher bekannten Thatsachen, noch aus den weiter unten mitzutheilenden Ergebnissen meiner eigenen Untersuchungen strikt beweisen kann.

Abgesehen von der Frage, ob der ziemlich allgemein angenommene Gebrauch zulässig sein kann, die Ausdrücke Ektoderm und Entoderm, welche doch zunächst nur für die beiden primären Keimblätter angewendet werden, auch dann noch — für die zwei äussersten Gewebs-

Digitized by Google

lagen, die oberste und die unterste — beizubehalten, wenn aus dem Zellenmaterial der einen oder der anderen derselben (oder vielleicht auch beider) noch eine dritte intermediäre Keimblattlage oder Gewebsschicht, das Mesoderm gebildet, oder mit Zellen versorgt ist; so müsste doch, um die jetzt einmal auch nach der Bildung des mittleren Keimblattes noch allgemein üblichen Ausdrücke Ektoderm und Entoderm in dem letzteren Sinne hier anwenden zu können, erst sicher nachgewiesen sein, dass dieselben auch wirklich gesondert von den beiden differenten Zellenmassen der Larve abstammen, welche man als die beiden primären Keimblätter wird betrachten dürfen. Dies ist nun zwar nach den Beobachtungen von Barrois über die Entwicklung der verschiedenen Spongien, speciell auch der Halisarca lobularis, sowie nach meinen eigenen Untersuchungsergebnissen im höchsten Grade wahrscheinlich, aber immerhin noch nicht zweifellos entschieden. Auch ist andererseits über die Bildungsweise jener dritten Gewebslage, welche ich eben in hypothetischer Weise Mesoderm nenne, noch nicht die wünschenswerthe Sicherheit der Erkenntniss erreicht, wenn es auch in hohem Grade wahrscheinlich genannt werden muss, dass ihre Zellen, ähnlich wie die zelligen Mesodermelemente vieler höheren Thiere, z. B. der Holothurien nach Selenka's genauen Untersuchungen, aus dem primären Entoderm stammen. Ich mache deshalb ausdrücklich darauf aufmerksam, dass meine Bezeichnung und Deutung der drei verschiedenen Gewebsschichten der Halisarca, sowie früher der Sycandra als Ektoderm, Mesoderm und Entoderm eine zwar sehr wahrscheinliche, aber immerhin bis jetzt noch nicht sicher begründete oder bewiesene Theorie enthält.

Wenn der Nachweis eines besonderen Ectodermzellenlagers bei der früher von mir studirten Sycandra raphanus gewisse Schwierigkeiten machte, so ist dies bei Halisarca lobularis durchaus nicht der Fall. Hier besteht nämlich das Ektoderm, dessen Ausdehnung und Verbreitung weiter unten geschildert werden soll, aus einem continuirlichen einschichtigen Lager sehr deutlich ausgebildeter und scharf von einander sich absetzender polygonaler Geisselzellen, welche zwar erheblich breiter als hoch sind, also platt genannt werden müssen, aber doch immerhin noch einen ziemlichen Dickendurchmesser besitzen und deshalb nicht so leicht zu übersehen sind wie die Ektodermzellen der Sycandra. Schon bei der Betrachtung eines dünnen Flächenschnittes von der Oberfläche eines lebenden Schwammes erkennt man leicht die Contouren der vier- bis sechseckigen Platten, welche Contouren natürlich nach Anwendung von Reagentien, besonders Arg. nitric. noch schärfer hervortreten. Bei der am lebenden Schwamm gewonnenen Profilansicht tritt jede einzelne Zelle mit einer flachen Wölbung etwas

Digitized by Google

vor und lässt eine sehr zarte, ganz structurlose, helle cuticulare Grenzschicht, sowie ziemlich genau in der Mitte eine sehr bewegliche und fortwährend schlagende Geissel erkennen. Der jeder dieser Zellen zukommende Kern schimmert während des Lebens nur undeutlich durch das feinkörnige trübe Protoplasma des Zellkörpers hindurch, wird aber nach der Anwendung der üblichen Reagentien leicht als ein rundes wasserhelles Bläschen mit einem kleinen runden Kernkörperchen erkannt.

Unterscheiden sich demnach diese Ektodermzellen schon durch den Besitz der Geisseln sehr wesentlich von den bei Sycandra von mir beschriebenen Ektodermelementen, so habe ich hinsichtlich der Bildung des Mesoderms hier keinen anderen wesentlichen Unterschied hervorzuheben, als eben die Abwesenheit jeglicher Skeletbildungen. Auch hier finde ich eine durchaus homogene, hyaline, gallertige Grundsubstanz, in welcher Zellen in grosser Menge eingebettet liegen, deren einige unregelmässig rundliche glatte Contouren zeigen, höchstens mit einigen breiten buckligen oder lappigen Vorsprüngen versehen sind, während andere, und das pflegt die bei Weitem grössere Zahl zu sein, von verschiedenen Stellen des unregelmässig gestalteten Zellenkörpers aus unregelmässig baumartig verästelte, in viele feinste, bisweilen büschelförmig angeordnete Fädchen auslaufende Fortsätze aussenden. Wiederholt habe ich längere Zeit hindurch an lebenden Mesodermtheilen mit starken Vergrösserungen diese Zellen beobachtet und mich auf das Sicherste davon überzeugt, dass sie ganz nach Art amöboider Bindegewebskörperchen oder farbloser Blutkörperchen diese fadenförmigen Fortsätze aus dem körnchenreichen, den Kern umschliessenden Plasmakörper hervorsenden und gelegentlich wieder einziehen, auch wohl mit gleichen Fortsätzen benachbarter Zellen verschmelzen lassen, und dabei nicht nur ihre Gestalt, sondern auch ihre gegenseitige Lage langsam, aber oft ziemlich bedeutend zu ändern im Stande sind. Bisweilen schienen mir auch die ursprünglich rundlichen, glatten Mesodermzellen nach einiger Zeit fadenförmige und verästelte Fortsätze auszusenden, doch will ich dies nicht mit Sicherheit behaupten; sowie ich auch nicht bestimmt angeben kann, ob alle Zellen des Mesoderms von Halisarca lobularis durchaus gleichwerthig sind. Ich finde das letztere sogar nach meinen weiter unten mitzutheilenden Erfahrungen über die Entstehung der Keimproducte hier eben so wenig wahrscheinlich wie bei Sycandra.

Fasern oder Lamellen konnte ich in der hyalinen Grundsubstanz nicht entdecken, dagegen zeigte sich häufig eine deutliche Differenz in der Consistenz sowohl der verschiedenen Theile des Mesoderms ein und derselben Kruste, als auch der verschiedenen Krusten. An einzelnen

Digitized by Google

Theilen traten die glatten rundlichen Zellen zahlreicher als gewöhnlich, ja selbst vorwiegend und zuweilen sogar ausschliesslich auf, wodurch sodann das ganze Gewebe eine gewisse Aehnlichkeit mit hyalinem Knorpel gewann; und in der Regel waren es auch gerade solche Partien oder Krusten, welche die grösste Festigkeit besassen.

Hiernach ist das die Hauptmasse des ganzen Schwammes ausmachende Gewebe des Mesoderms histiologisch zu den Bindesubstanzen zu stellen, und lässt sich am Besten mit dem Scheibengewebe mancher Medusen vergleichen. Zu demselben Resultate ist vor Kurzem auch El. Metschnikoff durch mikrochemische Untersuchung der entsprechenden Gewebsschicht gelangt.

Trete ich nun mit dieser meiner Auffassung von der histiologischen Structur des Mesodermgewebes von Sycandra und Halisarca der von Oscar Schmidt und Haeckel vertretenen Ansicht entgegen, dass die Hauptmasse des Schwammkörpers aus einer gleichartigen contractilen Sarkodesubstanz mit eingelagerten Kernen, einem sogenannten Syncytium bestehe, so will ich damit keineswegs behaupten, dass nicht in einzelnen anderen Spongiengruppen, z. B. bei gewissen Hornschwämmen, welche Oscar Schmidt in dieser Hinsicht besonders genau studirt hat, hie und da unter bestimmten Umständen Gewebe zu finden seien, welche ganz und gar aus zu einem wirklichen Syncytium verschmolzenen Zellenmassen bestehen, bei denen also von einer solchen Zwischensubstanz, wie sie für die Bindesubstanzen characteristisch ist, keine Rede sein kann.

Wenn ich bisher die gesammte Mesodermmasse als ein einfaches, histiologisch ziemlich gleichartiges Gewebe geschildert habe, so muss ich jetzt nachträglich doch noch gewisser bestimmt localisirter Bildungen gedenken, welche zwar zweifellos dem Mesoderm angehören, weil sie aus demselben hervorgehen, aber doch einen abweichenden Character zeigen. Schon in meiner Arbeit über Sycandra raphanus habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass sich um die aus dem Ei sich entwickelnden Embryonen durch allmälige Veränderung der nächstgelegenen Bindesubstanzzellen eine aus flachen, polygonalen, körnigen Zellen bestehende Kapsel ausbildet. Dasselbe findet nun auch bei Halisarca lob. statt, und zwar werden hier jene Mesodermzellen, welche sich zu den Kapseln der sich entwickelnden Keimproducte aneinanderfügen, fast noch epithelähnlicher als dort. Sie stellen eben flache, polygonale, meistens vier- bis sechseckige Platten dar, welche durch helle Grenzlinien deutlich von einander geschieden sind und in der Mitte des feinkörnigen Körpers einen runden Kern mit kleinem glänzenden Kernkörperchen erkennen lassen. Man wird diese Zellen ihrer Gestalt und Entsteh-



Digitized by Google

ung nach mit den Endothelzellen des Wirbelthierbindegewebes vergleichen dürfen.

Als dritte eigenartige Gewebsformation haben wir schliesslich noch das Entoderm zu berücksichtigen, welches aus einer einschichtigen Lage jener merkwürdigen Zellen besteht, welche ausser durch den Besitz einer langen Geissel, besonders noch durch einen eigenthümlichen hyalinen, röhrenförmigen, membranösen Fortsatz, das sogenannte collare, ausgezeichnet[1]), bisher bei der Beschreibung der Spongien einfach als Geisselzellen bezeichnet wurden. Da nun aber bei Halisarca lobularis auch die platten Ektodermzellen Geisseln tragen, so wird man diese Benennung nicht gut beibehalten können, und ich schlage daher den Namen Kragenzellen vor. Da dieselben hier bei Halisarca lobularis weniger leicht an Schnitten lebender oder erhärteter Thiere in situ zu studiren sind als bei Sycandra, so kostete es einige Mühe, alle einzelnen Theile hinreichend deutlich zur Anschauung zu bringen; indessen ist dies doch so vollständig gelungen, dass die wesentliche Uebereinstimmung mit den Entodermzellen der Kalkschwämme ausser Zweifel steht. Auch hier lässt sich an den prismatischen, circa 0,008 Mm. hohen und 0,003 Mm. breiten Zellen ein längerer unterer Abschnitt, welcher gewöhnlich einige den centralen Kern mehr oder weniger verdeckende dunkle Körnchen enthält, von einem mehr hyalinen, kürzeren, oberen Abschnitt, dem collum nach HAECKEL, unterscheiden. Von der quer abgestutzten oder leicht vorgewölbten Endfläche dieses Halstheiles geht central eine lange feine Geissel, an der Peripherie aber jene zarte membranöse Röhre, das collare, ab, welches wahrscheinlich eine directe Fortsetzung des Collum-Exoplasmas darstellt. Wie bei den Kalkschwämmen erscheint auch hier das collare in sehr wechselnder Gestalt, bald in Form eines Cylindermantels, bald in der eines nach aussen sich erweiternden Trichters, bald mehr dem bauchigen Obertheil eines Weinglases, sogen. Römers, gleichend.

Es ist schon von CARTER, BARROIS und Anderen darauf aufmerksam gemacht, dass es einzig und allein die Kragenzellen sind, welche den die Färbung der Halisarca bedingenden Farbstoff in Gestalt mehr oder minder feiner Körnchen enthalten. Die Menge dieser in dem körnigen Protoplasma der Zelle um den Kern herum abgelagerten blauen oder braunen Farbstoffkörnchen wechselt sehr; bald ist die ganze Zelle bis zum collum hinauf damit vollgepfropft (Fig. 7), bald kommen sie nur

1) Es scheint, als ob die Entodermzellen aller Schwämme diese eigenthümliche Bildung zeigen. Wenigstens fand ich sie ausser bei den Myxospongien, Gummineen und Calcispongien auch bei allen von mir genauer darauf untersuchten Horn- und Kieselschwämmen.

Digitized by Google

vereinzelt vor (Fig. 10), und schliesslich können sie ganz fehlen.

Der Farbstoff scheint wenig haltbar zu sein. Schon beim Absterben der Krusten blasst er oft schnell aus, ebenso in gewöhnlichem Spiritus; an den in Alkohol absolutus aufbewahrten Krusten hielt er sich dagegen zuweilen einige Wochen und selbst Monate.

Wie nun diese eben geschilderten einfachen Gewebe zum Aufbau des ganzen Schwammes zusammentreten, wird jetzt zugleich mit der Schilderung der ganzen inneren Bauverhältnisse erörtert werden.

An senkrechten Durchschnitten der vollständig entwickelten, mit den oben erwähnten wulstigen Auftreibungen oder gyri versehenen Krusten unterscheidet man, wie schon Oscar Schmidt [Nr. 4, p. 80 und Nr. 7, p. 24] hervorhob, zunächst zwei different gebaute Partien, nämlich eine äussere dichtere, von feineren Canälen durchzogene und mit Geisselkammern reichlich versehene dicke Rindenschicht, und ein darunter gelegenes unregelmässiges Balkennetzwerk ohne Geisselkammern. Man sieht auch sofort, dass die ziemlich gleichmässig — etwa 1 Mm. — dicke Rindenlage es ist, welche durch ihre Faltelungen die vorspringenden Wülste, gyri, erzeugt, während das lockere Netz der Balken und Stränge deshalb von sehr ungleicher Ausbildung sein muss, weil es sowohl die Binnenräume der vorspringenden Falten jener Rinde ausfüllt (Fig. 16), als auch an der Unterseite der einspringenden Falten eine natürlich verhältnissmässig schwache Lage bildet. Dieses Balkennetzwerk kann nun bei ganz flachen oder niedrigen Krusten sehr zurücktreten oder selbst ganz fehlen (Fig. 8), erreicht dagegen zur Zeit der Geschlechtsreife mit der Zunahme der Faltelung der oberen Schicht seine grösste Entwicklung.

Von grösster Wichtigkeit für das richtige Verständniss der Organisation des ganzen Schwammes ist jedenfalls die Erkenntniss des den Schwammkörper durchziehenden und in continuirlichem Zusammenhang stehenden Röhren- und Höhlensystems. Von den bisherigen Untersuchern scheint aber gerade dieses Verhältniss nicht mit hinreichender Klarheit erkannt zu sein.

Wenn wir bei der Beschreibung dieses Hohlraumsystems zunächst dem Laufe des den ganzen Schwamm durchströmenden Wassers folgen, so gelangen wir zunächst durch die schon oben erwähnten bei einfacher Loupenbetrachtung an der Oberfläche deutlich wahrnehmbaren, meistens abgerundet dreieckigen, seltener lineären oder rundlichen Spalten (Fig. 6 u. 7), welche sich zwischen den papillenförmigen Erhebungen befinden, in senkrecht nach abwärts ziehende, allmälig sich verschmälernde, auch wohl hie und da sich theilende Gänge von ähnlichem Querschnitt (Fig. 14). Diese spaltenförmigen Gänge durchsetzen aber kei-



Digitized by Google

neswegs als solche die Rindenschicht vollständig, um etwa direct in das Hohlraumsystem des unteren Netzwerkes einzumünden, sondern sie lassen das Wasser durch zahllose ziemlich rechtwinklig abgehende Porencanäle ihrer Seitenwand und durch ihre unteren Endtheilungszweigröhren in die sowohl ringsum als auch am unteren Ende gelegenen Geisselkammern eintreten. Nur die wenigen unmittelbar unter der äusseren Oberfläche des Schwammes gelegenen Geisselkammern empfangen das Wasser direct von aussen durch eine oder mehrere kleine Poren oder rundliche Lücken; alle anderen werden von den soeben beschriebenen senkrechten Spalten, welche man auch nach HAECKEL's Nomenclatur als Intercanäle bezeichnen kann, gespeist.

Aus den Geisselkammern gelangt das Wasser alsdann durch die der Eintrittspore gewöhnlich gerade gegenüber gelegenen Ausflusspore entweder direct oder durch einen Porencanal von geringer Länge in abführende Gänge von rundlichem Querschnitt, wie sie in der Längsachse je einer der oben erwähnten Papillen gerade herabziehen und unten mit weiter Oeffnung in das Lakunensystem der netzförmigen Balkenschicht münden. Nur die in der untersten Partie der ganzen Rindenschicht, also in unmittelbarer Nachbarschaft des Balkennetzwerkes gelegenen Geisselkammern lassen das Wasser durch einfache kurze Porencanäle direct in die Lücken jenes Balkennetzes austreten.

Aus den Lacunen des Balkennetzwerkes gelangt nun das Wasser endlich direct zu den weiten Ausströmungsöffnungen, den Osculis, und durch diese nach aussen.

Wo das Balkennetzwerk an der Unterseite der Krusten noch ganz fehlt, münden die abführenden Achsencanäle der Papillen direct in den zwischen der ganzen Kruste und ihrer Unterlage befindlichen flachen Hohlraum, welcher entweder durch eine einfache Oeffnung am Seitenrande oder durch eine über die Oberfläche der Kruste mehr oder weniger weit vorragende Oscularröhre nach aussen sich öffnet.

Die nach besonders gelungenen Präparaten combinirten senkrechten Durchschnittsbilder (Fig. 8, 16 u. 20) können zusammen mit der genau nach einem bestimmten Präparate wiedergegebenen Partie eines horizontalen Durchschnitts (Fig. 14) dazu dienen, dem Leser durch unmittelbare Anschauung eine deutliche Vorstellung von dem Zusammenhange der verschiedenen Gänge und Hohlräume zu geben.

Alle diese Gänge und Hohlräume sind nun, mit alleiniger Ausnahme der Geisselkammern, ausgekleidet mit einem continuirlichen Lager der nämlichen platten vier- bis sechseckigen Ektoderm-Geisselzellen, welche auch die äussere Oberfläche des ganzen Schwammes, sowie alle Balken und Stränge der basalen netzförmigen Schicht bis zu

Digitized by Google

der Oscularöffnung hin decken. Man könnte sich demnach auch so ausdrücken, dass, mit Ausnahme der Geisselkammern, sämmtliche vom Wasser bespülte Flächen mit platten Geisselepithelzellen gedeckt sind. Nur an einzelnen besonderen Stellen kann dies Epithellager einen etwas abweichenden Character annehmen. So sah ich z. B. an der Aussenfläche der schlotartigen Oscularröhren bei den im Uebrigen nicht abweichenden Ektodermzellen zuweilen die Geisseln fehlen. Auch an einigen der vom Seitenrande der Krusten oder den Papillengipfeln vorstehenden lappen- oder zipfelförmigen Vorsprünge fand sich ein einfaches einschichtiges Plattenepithel ohne Geisseln (Fig. 6), und es zeigte sich an dem äussersten Ende solcher Vorsprünge je eine scharf begrenzte rundliche Gruppe von höheren, selbst cylindrischen, dunkelkörnigen Zellen, welche bald in geringer Zahl, drei bis sechs, und dann rosettenförmig angeordnet, in ihrer Lagerung eine unmittelbare Fortsetzung des übrigen Epithellagers darstellten, bald an Zahl zunehmend, eine grubenartige Vertiefung des Mesoderms auskleideten.

Ueber die Bedeutung dieser stets geissellosen Zellengruppen bin ich nicht ganz klar geworden. Vielleicht sind es Zellenvermehrungsherde des Ektoderms. Da wir die lappen- oder fingerförmigen Auswüchse am Rande und an der Oberfläche der Krusten mit Wahrscheinlichkeit auf das Wachsthum der ganzen Krusten zu beziehen haben werden, und sich jene eigenthümlichen körnigen Zellen gerade an den vorstehenden Spitzen und den daselbst auftretenden grubenförmigen Einsenkungen finden, welche voraussichtlich später zu neuen Einströmungsröhren oder Spalten werden, so stehen sie jedenfalls gerade da, wo eine Vermehrung der deckenden Epithelzellen am nothwendigsten erscheint.

Die für das vegetative Leben des Organismus zweifellos bedeutungsvollsten Theile des ganzen Höhlensystems, die Geisselkammern, stellen annähernd kuglige Räume von 0,04 — 0,05 Mm. Durchmesser dar, und sind ausgekleidet mit einem Lager radiär gestellter Kragenzellen. In der Regel haben sie zwei sich gerade gegenüberstehende Oeffnungen, welche nach der Richtung des Wasserstromes als Eingangspore und Ausgangspore bezeichnet werden können; indessen habe ich auch die Zahl der Eingangsporen unter Umständen bis auf vier und darüber vermehrt gesehen. Mit aller Sicherheit konnte ich diese letztere interessante Wahrnehmung an einer Geisselkammer machen, welche sich durch ihre Lage in einem über den Rand der Kruste frei vorragenden Vorsprunge ganz besonders zu einer genauen Untersuchung mit starken Vergrösserungen im lebenden Zustande eignete, und welche von mir in Fig. 13 möglichst naturgetreu abgebildet ist. Seltener fand ich mehrere Ausgangsporen an ein und derselben Geissel-

Digitized by Google

kammer, wofür sich Belege in Fig. 20 und 15 finden. Uebrigens gelingt es keineswegs immer, selbst wenn Druck und andere Störungen vollständig vermieden sind, an den lebend unter das Mikroskop gebrachten Krusten die Poren selbst der oberflächlichsten Geisselkammern zu sehen. Es muss dies wohl auf ein zeitweises Schliessen derselben, wie es sich bei anderen Schwämmen leicht beobachten lässt, bezogen werden. Während sich an gut tingirten feinen Schnitten mancher Krusten das Plattenepithel der grösseren Canäle durch die feineren Porencanäle hindurch bis unmittelbar an das Kragenzellenepithel der Geisselkammern heran verfolgen lässt, ist mir dies an den im Uebrigen der Beobachtung günstigen oberflächlichsten Geisselkammern lebender Schwämme nicht immer mit der wünschenswerthen Sicherheit gelungen, und wenn ich auch aus der trompetenförmigen Einziehung des äusseren Poreneinganges auf eine Fortsetzung der Ektodermdeckzellen in den Porencanal selbst bis zu den Kragenzellen der Geisselkammer schliessen zu dürfen glaube, so konnte ich mich doch durch die directe Beobachtung nicht sicher von diesem Verhalten, freilich auch keineswegs vom Gegentheil überzeugen. Wenn deshalb die Möglichkeit, dass die Poren canalwandung vom Mesoderm direct gebildet werde, nicht vollständig ausgeschlossen werden kann, so ist sie doch schon aus dem Grunde im höchsten Grade unwahrscheinlich, weil sonst keine andere Stelle bekannt ist, an welcher das Gewebe des Mesoderms ohne Epitheldecke frei vorläge. Weite und Form der Poren scheint grossen Schwankungen zu unterliegen. Häufig fand ich sie an der engsten Stelle circa 0,008 Mm. weit. Nicht selten zeigte sich der Ausgangsporus der Geisselkammer bedeutend weiter als ihr Eingangsporus. Das letztere pflegt besonders bei denjenigen Geisselkammern der Fall zu sein, welche unmittelbar an einem weiteren Ausströmungscanale liegen (Fig. 8, 14), also eigentlich direct in diesen ausmünden.

Was nun die Anordnung und Gruppirung der Geisselkammern betrifft, so hat man im Allgemeinen festzuhalten, dass sie ungefähr in der Mitte zwischen den zuführenden und abführenden Canälen, resp. deren Begrenzungsflächen annähernd in einer Schicht nebeneinander mit verschiedenem, im Durchschnitt aber etwa die Hälfte ihres eigenen Durchmessers betragenden Abstande, also immerhin einigermassen regelmässig angeordnet liegen. Da, wo die grossen Zu- und Abflussröhren unverzweigt sind (Fig. 8 u. 20), umgeben die Geisselkammern die axiale Abflussröhre in der Fläche eines Cylindermantels, welcher sich oben kuppelförmig schliesst, unten dagegen allseitig nach auswärts umbiegt, um in die benachbarten Geisselkammerlagen ähnlicher Formation überzugehen.

Digitized by Google

Ganz zerstreut und isolirt finden sich die Geisselkammern an gewissen dünnen, membranartig ausgebreiteten Partien des Schwammkörpers, wie z. B. in der Wand mancher Oscularröhren (Fig. 9). An solchen Stellen fehlen natürlich besondere Zufluss- und Abflussröhren. Während der an der Aussenseite der Kammer gelegene Eingangsporus das Wasser direct von aussen hereinführt, lässt der an der entgegengesetzten, also inneren Seite befindliche Ausgangsporus es ohne Weiteres in den ausfliessenden Strom der Oscularröhre hinaustreten.

Die absolute Zahl der Geisselkammern einer Kruste hängt ausser von dem Umfange der letzteren, sonach zunächst von der Dicke der die Geisselkammern allein enthaltenden Rindenschicht und von der mehr oder weniger reichlichen Verästelung der Zu- und Abflussröhren ab. Alle diese Momente wechseln indessen so erheblich, dass sich kaum einigermassen allgemein gültige Bestimmungen machen lassen. Vor Allem ist es die Dicke der Rindenschicht, welche grossen Schwankungen unterliegt. Schon Carter hat darauf aufmerksam gemacht, dass zur Zeit der Embryonenausbildung die Rinde im Verhältniss zu dem alsdann mächtig entwickelten unteren Balkennetzwerk so sehr an Dicke abnimmt, dass sie schliesslich zu einer einfachen dünnen Kapsel oder Hülle werden soll. Ich kann dies zwar bis zu einem gewissen Grade bestätigen, habe indessen die Umwandlung der Rindenschicht zu einer blossen Hüllkapsel für die darunter befindlichen Embryonen nicht wahrnehmen können.

Eine besondere Besprechung verdient das schon so oft erwähnte Balkennetzwerk. Die zu einem unregelmässig spongiösen Gerüst mit mehr oder minder weiten Lücken sich verbindenden rundlichen oder platten Balken und Stränge desselben bilden eine directe Fortsetzung der zwischen den Canälen und Geisselkammern befindlichen Mesodermmasse der Rinde und sind mit den nämlichen platten Ektodermgeisselzellen gedeckt, wie jene. Die Dicke dieser Balken ist durchaus nicht gleichmässig und differirt auch im Durchschnittsmaass bei verschiedenen Krusten. Von einzelnen breiten Platten oder Balken gehen mittelstarke Stränge nach verschiedenen Richtungen hin ab, welche dann selbst wieder durch noch schmälere Verbindungsbrücken zusammenhängen.

Eine sehr wesentliche Alteration erfährt dieses Balkennetzwerk zur Zeit der Geschlechtsreife, wenn die Keimproducte, besonders die Eier und die sich aus ihnen entwickelnden Embryonen, welche zum grössten Theil gerade mitten in der Mesodermmasse der Balken liegen, durch ihr Wachsthum die letzteren knollig auftreiben, und damit natürlich auch das System der zwischen diesen Balken übrig bleibenden Lücken und Höhlen bedeutend verengern, besonders in der Nähe der Rinde, wo

Digitized by Google

schon ohnedies die Maschen enger zu sein pflegen als in der Mitte der Falten oder in unmittelbarer Nähe der Unterlage.

## Die Genitalproducte.

Halisarca lobularis ist getrennten Geschlechts. Es giebt männliche und weibliche Krusten, welche sich jedoch äusserlich nicht nachweisbar unterscheiden. Die Entwicklung der Spermatozoen scheint ein wenig früher zu beginnen als diejenige der Eier, fällt aber zum Theil noch mit jener zusammen. Sperma producirende Krusten traf ich von der Mitte des Juli bis gegen den Anfang des August, reife Eier dagegen von Ende Juli bis Anfang September.

### Die Spermatozoen.

Bekanntlich wird die Frage, ob überhaupt Spermatozoen bei den Spongien vorkommen, noch keineswegs von allen Zoologen für entschieden gehalten. Wenn auch, um von älteren zweifelhaften oder zweifellos irrthümlichen Berichten zu schweigen, schon im Jahre 1856 Lieberkühn bei Spongilla »sehr feine bewegliche Fäden, welche an einem Ende in ein Köpfchen anschwellen und in kugligen Behältern von circa $^1/_{12}$ Mm. Durchmesser sich entwickeln«, auffand und mit Bestimmtheit als Spermatozoen deutete, wenn auch später Eimer[1]) Gebilde, welche die evidenteste Uebereinstimmung in ihrer Gestalt mit den Spermatozoen der Säugethiere zeigten und in ovalen Ballen zu Tausenden vereint im Gewebe zerstreut lagen, nicht nur bei Kiesel- und Kalk-, sondern auch bei Gallertschwämmen beschrieb und abbildete, ferner Haeckel Gebilde ähnlicher Form allerdings an anderer Stelle und in anderer Weise gelagert bei Kalkschwämmen (und Kieselschwämmen) als Spermatozoen darstellte — so hat doch noch vor Kurzem Oscar Schmidt[2]) seinem Zweifel an der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme bestimmten Ausdruck gegeben, und hat auch Carter, welcher doch früher wiederholt selbst Spermatozoen bei Schwämmen beschrieben und sogar Nr. 14, Pl. X, Fig. 17—26 abgebildet hat, jüngst Nr. 15, p. 26 geradezu erklärt: »I can not say with certainty, that I have yet seen the spermatozoa of any sponge«.

Wenn ich jetzt mit aller Entschiedenheit das Vorkommen echter Spermatozoen bei Schwämmen behaupte, so finde ich mich dazu durch Beobachtungen berechtigt, welche mich zweifellose Spermatozoen bei

1) Eimer, Nesselzellen und Samen bei Seeschwämmen. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. VIII. 1872, p. 289.

2) Diese Zeitschrift, Supplementband zu Bd. XXV. 1875. p. 184.

Digitized by Google

Kieselschwämmen (und zwar bei Reniera informis O. S., Spongilla lacustris Lieb. und Spongilla fluviatilis Lieb.), bei Hornschwämmen (Aplysina aërophoba O. S.) und bei Halisarca lobularis kennen gelehrt haben. Indem ich mir die Beschreibung der Spermatozoen der übrigen genannten Spongien für einen anderen Ort vorbehalte, werde ich mich hier auf einen Bericht über die Spermatozoen von Halisarca lobularis beschränken.

Bei den Mitte Juli gefundenen männlichen Krusten der var. coerulea, welche eine wohl entwickelte dicke Rindenschicht mit etwas verästelten, zuführenden und abführenden Canälen aufwiesen, liessen sich mitten im Mesoderm der inneren Rindenpartien und in den benachbarten Regionen des Balkennetzwerks eine grosse Anzahl unregelmässig rundlicher Klumpen oder Ballen einer zunächst wie körnig erscheinenden, dunkleren und dadurch von der Umgebung sich deutlich abhebenden Masse erkennen. Der Durchmesser dieser übrigens sehr verschieden grossen Ballen wechselte von 0,006—0,06 Mm. und darüber, durchschnittlich betrug er 0,05 Mm. Da die meisten der in der Histiologie gebräuchlichen Farbstoffe von denselben viel begieriger und reichlicher aufgenommen werden als von der zelligen Entodermauskleidung der Geisselkammern, so war es leicht, durch einfache Färbung der Schnitte von in Alkohol absolutus erhärteten Krusten mittelst Picrocarmin sie auf das schärfste zu markiren.

Bei der genaueren Analyse dieser auffallenden Klumpen mittelst starker Vergrösserungen an Schnitten lebender oder erhärteter und dann tingirter Krusten zeigte es sich, dass die kleinsten aus einer oder wenigen rundlichen Zellen bestanden, welche durch etwas erheblichere Grösse, glatte, rundliche Begrenzung und dunkelkörnigen Inhalt sich von den gewöhnlichen Mesodermzellen der Umgebung unterschieden. Die gedrängte Lagerung und gegenseitige Abplattung der Zellen, welche in etwas grösseren Klumpen zu mehreren nebeneinander lagen, machte es von vornherein wahrscheinlich, dass jeder solcher mehrzelliger Klumpen durch Vermehrung einer jener ursprünglich isolirt gelegenen Zellen gleichen Characters entstanden sei. Während nun die Elemente der kleineren (etwa nur bis zwanzig Zellen umfassenden) Ballen in Grösse und Character noch ganz den oben erwähnten, einzeln liegenden, dunkelkörnigen, rundlichen Zellen glichen, nahmen sie dagegen bei etwas grösseren Ballen von dreissig und mehr Elementen nicht nur mit der zunehmenden Vermehrung allmälig an Grösse ab, sondern zeigten auch insofern ein etwas verändertes Ansehen, als statt des dunkelkörnigen Zellenplasmas eine hellere durchscheinende Masse den jetzt mehr dunkelglänzenden Kern umgab. Noch grössere Klumpen bestanden

Digitized by Google

dann nur noch aus zusammengehäuft liegenden glänzenden Körnern, während endlich bei den grössten solcher Körnerballen in ihrem mittleren Theile sich eine grosse Anzahl sehr feiner, radiär gestellter und mit den Körnern direct zusammenhängender Fädchen erkennen liess.

Von Interesse scheint mir auch der Umstand, dass sich um die grösseren Ballen stets eine aus platten polygonalen endothelartigen Zellen gebildete Kapsel fand, wie sie ähnlich je ein Ei und den daraus hervorgehenden Embryo umschliesst.

War nun durch den Schnitt oder durch Druck eine derartige Kapsel mit einem reifen Spermaballen geöffnet worden, so drangen in buntem Gewirr die Spermatozoen hervor und schleuderten sich entweder isolirt oder noch gruppenweise mit den Köpfen aneinander haftend, durch kräftige ruckweise Biegungen des feinen Schwanzfadens nach allen Seiten auseinander und durcheinander. Dass ein ähnliches Ausschwärmen der reifen Spermatozoen in das Höhlen- und Lückensystem des Balkennetzwerkes und durch das Osculum ins freie Wasser hinaus auch auf natürlichem Wege durch eine bei zunehmender Ausdehnung des Spermaklumpens nothwendig von selbst erfolgenden Dehiscenz der Kapselwand stattfinden muss, kann wohl keinem Zweifel unterliegen.

Allerdings sind nun diese reifen Spermatozoen von Halisarca lobularis sehr zarte und nur mittelst guter starker Systeme hinlänglich deutlich erkennbare Gebilde, doch lassen sich an ihnen unter günstigen Bedingungen unschwer folgende Eigenthümlichkeiten ermitteln. Der sehr kleine aber ziemlich stark lichtbrechende Kopf ist nicht kuglig, sondern etwas gestreckt eiförmig, mit einer geringen ringförmigen Einziehung vor dem spitzeren Ende, durch welche eine kleine vordere Anschwellung von der grösseren Hauptpartie abgesetzt erscheint. Bemerkenswerth ist es, dass der circa 0,08 Mm. lange, in eine äusserst feine Spitze auslaufende, dünne, fadenförmige Schwanz sich nicht an dem hinteren Längsachsenpole des Köpfchens, sondern mehr an der Seite der grösseren hinteren Kopfpartie annähernd rechtwinklig zur Achse des Köpfchens inserirt (Fig. 17 *a*, *b*).

Bei den noch nicht ganz ausgebildeten, aber schon zu lebhaften Bewegungen befähigten unreifen Spermatozoen ist das Köpfchen etwas voluminöser, weniger stark lichtbrechend und mehr kuglig gestaltet. Man erkennt in demselben gewöhnlich seitlich von der Insertionsstelle des Schwanzfadens nahe der Peripherie ein dunkelglänzendes Körnchen, welches möglicher Weise zur vorderen Spitze des reifen Spermatozoon wird (Fig. 17 *c*, *d*). Zuweilen schien mir auch noch dicht vor der Insertion des Schwanzes ein grösserer dunkler Fleck in dem sonst hellen kugligen Kopfe zu liegen, vielleicht die Anlage des späteren Hin-

Digitized by Google

terkopfes; doch will ich auf diesen Fleck nicht viel Gewicht legen, da er zu wenig constant beobachtet werden konnte.

Wenn hiernach einerseits die Gestalt der reifen Spermatozoen von Halisarca lobularis nicht wesentlich von der Spermatozoenform vieler anderer höherer Thiere, besonders auch der Coelenteraten abweicht, so stimmt andererseits Alles, was hinsichtlich ihrer Entwicklung von mir ermittelt werden konnte, so vollständig mit der Entwicklungsgeschichte der Spermatozoen vieler anderer Thiere überein, dass mir im Hinblick auf die durchaus characteristischen Bewegungen, sowie auf den Ort und die Zeit der Ausbildung ein Zweifel an ihrer Spermatozoennatur nicht mehr gerechtfertigt erscheint.

Wer diese meine Angaben über die Halisarcaspermatozoen mit früheren Beschreibungen von Schwammspermatozoen vergleicht, wird finden, dass meine Resultate am meisten mit Eimer's Darstellung übereinstimmen. Nur der eine Umstand ist auffallend, dass Eimer bei allen von ihm in dieser Beziehung erfolgreich studirten Spongien, wie auch Haeckel bei den Kalkschwämmen, neben den Spermatozoen auch Eier sah, und dem entsprechend die Spongien für Zwitter erklärt, während ich stets die Geschlechter getrennt fand.

## Die Eier.

Wie Carter, so habe auch ich reife Eier bei Halisarca lobularis nur im Juli, August und September angetroffen, und zwar ebensowohl bei den blauen wie bei den rothen Farbenvarietäten. Sie lagen, wie die Spermatozoenhaufen bei den männlichen Krusten, mitten im Mesodermgewebe zwischen den Geisselkammern der inneren Rindenpartien und in den äusseren Theilen des spongiösen Balkennetzwerkes, und zwar gewöhnlich in grosser Menge. Bei weiterer Ausbildung der Eier schien mir die Rindenmasse an Dicke abzunehmen (wie auch schon Carter angab) und zwar möglicher Weise durch die eigene Ausdehnung, oder auch durch Atrophie der innersten Geisselkammern, womit dann ein scheinbares Vorrücken der früher zwischen jenen innersten Geisselkammern gelegenen Eier und Embryonen gegen das Innere und in das Balkennetzwerk hinein bedingt wäre.

Gewöhnlich fanden sich neben den reifen Eiern auch verschiedene Bildungs- und Weiterentwicklungsstadien derselben bunt durcheinander, jedoch die jüngsten Bildungsstufen vorwiegend noch zwischen den inneren Geisselkammern, die zum Ausschwärmen reifen Embryonen dagegen mehr in den unteren Theilen des Balkennetzwerks.

Die ausgewachsenen reifen Eier stellen sich als annähernd kuglige, glatt begrenzte Körper von etwa 0,1 Mm. Durchmesser dar, deren stark

Digitized by Google

lichtbrechende Masse im Leben ziemlich homogen und von eigenthümlichem Glanz erscheint, gewöhnlich aber im Innern eine helle, wahrscheinlich dem Kern entsprechende Stelle erkennen lässt. Häufig konnten an lebenden Eiern Contractionen der Dottermasse beobachtet werden, welche zur Bildung oberflächlicher Furchen und selbst zu partiellen Zerklüftungen führten. Uebrigens habe ich, da die Eier nicht besonders pellucid sind und auch nicht längere Zeit hindurch isolirt lebend studirt werden können, auf derartige Erscheinungen, sowie auf das Verhalten des Eikernes hier keine besondere Aufmerksamkeit verwandt. Nach dem Erhärten in Alkohol absolutus erschien häufig die Dottermasse in viele kleine rundliche Klümpchen oder Körnchen zerfallen und an der Oberfläche von einer besonderen membranösen Haut umgeben, welche ich indessen nur für Gerinnungsproduct halten konnte.

Bemerkenswerth scheint mir, dass diese reifen Eier nicht unmittelbar von dem unveränderten Mesodermgewebe umschlossen waren, sondern in Lücken desselben lagen, welche mit einem gleichen Lager von platten endothelartigen Zellen ausgekleidet waren, wie wir sie bei den reifen Spermaballen antrafen.

Es ist aber bei dem Referat über die Untersuchungsresultate anderer Forscher erwähnt, dass nach CARTER alle Eier und Embryonen einer geschlechtsreifen Halisarca lobularis sämmtlich in einer grossen, an der Basis der Kruste befindlichen Höhle mit besonderer Wandung liegen und dass an jedem einzelnen Ei und Embryo noch eine besondere, aus einer hyalinen Rindenschicht des Eiplasmas herzuleitende homogene Kapsel vorhanden sei. Ich selbst habe weder von diesem gemeinsamen Hohlraum, noch von derartigen Specialkapseln etwas wahrnehmen können.

Neben den vollständig ausgebildeten Eiern kamen stets auch zahlreiche jüngere vor, deren Entwicklungsstadium ungefähr nach ihrer relativen Grösse abgeschätzt werden konnte. Wie die Bildungszellen der Spermaballen, so liessen sich auch diejenigen der Eier schliesslich bis zu Zellen hinab verfolgen, welche an Grösse die gewöhnlichen amöboiden Mesodermzellen nicht übertreffen. Es erscheint demnach das Ei der Halisarca nicht einem einzelnen Spermatozoon, sondern, wie ja auch bei vielen andern Thieren nachgewiesen, einem ganzen Spermaballen gleichwerthig. Ob die Keimzellen schon längere Zeit vor der Geschlechtsreife im Mesoderm mit Sicherheit zu erkennen und nachzuweisen sind, möchte ich bezweifeln; wie sich denn auch zur Entscheidung der Frage, von welchem der beiden primären Keimblätter, ob vom oberen, dem Ektoderm, oder vom unteren, dem Entoderm, sie abstammen, kein Anhalt gewinnen liess. Die jüngsten weiblichen Keim-

Digitized by Google

zellen, welche ich auffinden konnte, glichen durchaus den oben beschriebenen männlichen, d. h. sie waren unregelmässig rundlich, glattrandig und dunkelkörnig. Der im Centrum gelegene helle, bläschenförmige Kern mit mittelgrossem Kernkörperchen verrieth zunächst noch nicht das künftige Ei. Bei weiterem Wachsthum, während dessen amöboide Bewegungen möglich sind, bleibt einstweilen das innere, den vergrösserten hellen Kern zunächst umgebende Protoplasma noch körnchenreich, während die äussere Rindenmasse allmälig gleichmässig und ziemlich stark lichtbrechend wird. An Eiern von 0,06 Mm. Durchmesser war jedoch das körnige Ansehen der inneren Partie schon fast verschwunden, und später konnte ich an den lebenden Eiern nichts mehr davon wahrnehmen, vielmehr erschien der ganze Eikörper bis auf das grosse helle Keimbläschen im Innern gleichmässig stark lichtbrechend.

Da die reifen Eier von einer, wenn auch dünnen, Mesodermlage, welche innen von einer endothelartigen Schicht, aussen von einer Geisselepithellage gedeckt ist, rings umschlossen sind, so fragt es sich, wie man sich den doch vorauszusetzenden Zutritt der Spermatozoen zu denken habe. Die directe Beobachtung dieses Vorganges wird bei der grossen Kleinheit und Zartheit der Spermatozoen wohl schwerlich möglich sein. Natürlich können die beiden epithelialen Zellenlagen um so weniger Schwierigkeiten machen, als man gerade nach den neuesten Untersuchungen über die Structur solcher Epitheldecken oder Endothellagen bei Wirbelthieren zwischen den aneinander stossenden Rändern der Zellenplatten nicht unbedeutende Lücken anzunehmen hat, und diese letzteren voraussichtlich gerade bei passiver Ausdehnung des ganzen Zellenlagers möglichst weit klaffen werden. Es bleibt also nur die dünne Lage des eigentlichen Mesodermgewebes als wirklich zu durchbrechendes Hinderniss. Vergegenwärtigt man sich aber die weiche Consistenz der Grundsubstanz, durch welche ja die körnigen Protoplasmafortsätze der amöboiden Mesodermzellen mit Leichtigkeit vorgeschoben werden, so scheint mir auch die Annahme, dass die kräftig bohrenden Spermatozoen diese dünne Gallertschicht ebenfalls durchdringen, nicht nur zulässig, sondern sogar ganz plausibel.

## Die Entwicklung.

Wenn auch die Entwicklungsgeschichte von Halisarca lobularis Dank den oben erwähnten trefflichen Untersuchungen von Carter und Barrois besser gekannt ist als diejenige der meisten anderen Spongien, so wird doch bei der Wichtigkeit des Gegenstandes einstweilen noch die Mittheilung der Ergebnisse jeder anderen Originaluntersuchung von

Digitized by Google

Werth sein, mögen nun die Resultate über die bisherigen Darstellungen hinausgehen oder nicht.

Da auch hier, wie bei den meisten Spongien, die ganze Entwicklung bis zur Ausbildung der frei beweglichen, flimmernden Larve innerhalb des mütterlichen Organismus, und zwar in den vom Ei selbst veranlassten, mit endothelartigen Zellen ausgekleideten Mesodermhöhlen des Balkennetzes durchlaufen wird, so lässt sich nicht der fortlaufende Entwicklungsgang vom Ei bis zur Larve an ein und demselben Object direct beobachten, sondern der Untersucher ist auf das vergleichende Studium der einzelnen nebeneinander liegenden oder an verschiedenen Orten gefundenen Entwicklungsstadien angewiesen, wie sie in reicher Auswahl in fast jedem Schnitt angetroffen werden.

Leider musste unter diesen Umständen auch auf ein genaueres Studium der Veränderungen des Kernes vor und während der Furchung, sowie des Furchungsactes selbst verzichtet werden.

Dagegen liessen sich nicht nur die einzelnen Stadien der Furchung und der weiteren Embryonalentwicklung an verschiedenen Objecten studiren, sondern es konnte auch deren Aufeinanderfolge aus der Anzahl der Furchungskugeln und später aus dem Grade der Ausbildung der Zellen des Embryo leicht erschlossen werden.

Die Furchung ist, wie schon CARTER erkannte, eine totale. Während aber CARTER die bei der ersten Zweitheilung der Eizelle entstehenden beiden ersten Furchungskugeln als absolut gleich und durch eine ebene Fläche geschieden darstellte[1]), gab BARROIS an[2]), dass diese Scheidungsfläche nicht plan, sondern fast stets wellig gebogen sei, und fasste diesen Umstand als Einleitung zu einer gewissen Unregelmässigkeit der Furchung auf, welche dieser Species eigenthümlich sein und unter Anderem auch in dem häufigen Auftreten von drei Furchungskugeln sich documentiren solle. BARROIS ist sogar der Ansicht, dass jenes Stadium von drei Furchungskugeln normaler Weise auf das von zweien folge; dann sollen erst vier und darauf ziemlich häufig fünf Furchungskugeln auftreten.

Nach meiner Erfahrung kommt nicht nur die von BARROIS erwähnte wellenförmige Biegung der Grenzfläche der beiden ersten Furchungskugeln, sondern oft auch eine erhebliche Ungleichheit der letzteren vor, jedoch habe ich die beiden ersten Furchungskugeln auch häufig in Uebereinstimmung mit CARTER's Angabe untereinander gleich gross und durch eine ganz ebene Grenze geschieden gesehen. Ebenso fand ich

1) Nr. 14. Taf. XX, Fig. 4.

2) Nr. 19, p. 43 des Separatabdrucks.

Digitized by Google

zwar wie BARROIS nicht selten drei annähernd gleich grosse Furchungskugeln, wie sie wahrscheinlich durch nachträgliche Zweitheilung der grösseren von zwei ungleich grossen Kugeln des zweiten Stadiums entstanden waren, indessen nicht minder häufig vier von gleicher Grösse und solcher Lagerung, dass man mit Wahrscheinlichkeit auf eine weitere Zweitheilung von zwei gleich grossen ersten Furchungskugeln zurückschliessen durfte. Aehnliche Unterschiede liessen sich auch bei den weiteren Furchungsstadien nachweisen. Bald waren, wie bei einer vollkommen regelmässigen Furchung, acht ungefähr gleich grosse Furchungszellen vorhanden, bald eine oder zwei weniger, wobei dann gewöhnlich auch eine merkliche Ungleichheit der einzelnen Elemente constatirt werden konnte. Während bis zu diesem achten Stadium alle Furchungskugeln dicht aneinander gedrängt einen compacten Haufen ausmachten, konnte ich zuerst bei sechzehn Furchungskugeln das Vorhandensein einer centralen Furchungshöhle constatiren, um welche die Elemente in einfacher Lage, und zwar häufig in der Weise angeordnet lagen, dass die beiden Seitenlücken eines Kranzes von acht Zellen durch je vier Zellen jederseits gedeckt waren, welcher Fall in der Fig. 20 unten links dargestellt ist. Die Angabe von BARROIS, dass schon bei acht Furchungszellen eine ähnliche Anordnung bestehe, dass nämlich sechs Zellen im Kranze lägen und die beiden anderen zum Schluss der Seitenöffnungen verwandt seien, habe ich nicht durch eigene Beobachtung bestätigen können. Der weitere Fortschritt bestand dann in einer rasch zunehmenden Vermehrung der Zellen durch Theilung, mit allmäliger Grössenabnahme und in einer entsprechenden Erweiterung der Furchungshöhle. Während hierbei die Zellen zunächst noch annähernd cubisch blieben, erfuhren sie bei weiterer Vermehrung eine derartige seitliche Compression, dass sie allmälig zu schmalen Prismen umgeformt wurden, welche in einschichtiger Lage dicht aneinander gedrängt eine mit Flüssigkeit gefüllte Hohlkugel formirten. Zugleich mit der Streckung hatten dann die Zellen auch noch eine Reihe anderweitiger Veränderungen erlitten. Während nämlich ihr inneres Ende einfach quer abgestutzt erschien, wölbte sich die äussere Endfläche ein wenig convex vor und liess von der Mitte eine lange, feine, spitz auslaufende Geissel abtreten. Der prismatische Zellkörper bestand in seinen inneren vier Fünfteln aus einer stark granulirten, etwas nach aussen von der Mitte einen kleinen hellen Kern mit einem Kernkörperchen einschliessenden Masse, während das äussere Fünftel durchaus hyalin erschien und mehr den Eindruck eines breiten Randsaumes oder Ektosarkes machte.

Der Binnenraum dieser einschichtigen Cylinderzellenblase war

Digitized by Google

erfüllt mit einer hyalinen Flüssigkeit, welche nach Anwendung der bekannten Erhärtungsmittel zu einer feinkörnigen Masse erstarrte, also voraussichtlich an Eiweiss reich war.

Während nun die so entstandenen Embryonen zunächst farblos oder doch nur ganz matt grüngelblich gefärbt erschienen, bildete sich mit der beginnenden Reifung zur freien Larve allmälig durch Ansammeln feiner Pigmentkörnchen in dem inneren schon vorher körnig erscheinenden Theile der Zellen eine vornehmlich am hinteren Drittheil der Larve deutlich hervortretende braunrothe Färbung aus und nahm daselbst allmälig an Intensität zu, während die übrigen zwei Drittheile gleichmässig blassgrüngelblich erschienen. Auch nahmen die bisher kugligen oder je nach den Druckverhältnissen unregelmässig rundlichen Embryonen allmälig eine immer mehr prononcirte Hühnereiform an.

In diesem Zustande begann das Ausschwärmen. Die frei in Wasser herumstrudelnde und dabei um ihre Längsachse rotirende Larve (Fig. 21) war circa 0,2 Mm. lang und 0,15 Mm. breit, zuweilen auch kleiner. Das beim Schwimmen nach hinten gerichtete spitzere Ende zeigte eine schöne braunrothe Färbung, welche auf der Grenze zu dem mittleren Drittheil allmälig in das den übrigen Körper eigene blasse Grünlichgelb überging; doch blieb eine dem hyalinen Randsaum, dem Exoplasma, der Zellen entsprechende äusserste Rindenschicht durchaus farblos.

Mit der Farbendifferenz zwischen dem hinteren Drittheil und den beiden vorderen ging ein wohlmarkirter Unterschied in der Richtung der Geisseln Hand in Hand. Während nämlich die sämmtlichen Geisseln der vorderen zwei Drittheile, mit Ausnahme des Momentes ihrer Beugung, durchaus radiär gerichtet, höchstens am vorderen Scheitelpole der Larve etwas trichterförmig auseinanderstehend erschienen, so waren die Geisseln des hinteren rothen Drittheils mehr schräg zur Oberfläche, und zwar nach hinten gerichtet, gleichsam angedrückt, und richteten sich nur am hinteren Larvenpol wieder zu einem schopfartigen Vorsprung auf. Andere Beobachter, wie Carter und besonders Barrois, mit dessen Angaben meine bisherige Darstellung der Entwicklung und des Baues der Larve im Allgemeinen übereinstimmt, gaben an, dass die Geisseln des hinteren Körpertheiles kürzer seien als diejenigen des vorderen. Ich habe dies jedoch nicht bestätigen können, sondern ich fand überall die gleiche Länge von etwa 0,025 Mm. Freilich erscheinen die hinteren Geisseln durch ihre angedrückte Lage bedeutend kürzer, ohne es jedoch wirklich zu sein.

Von einer zur Gastrulabildung führenden Invagination habe ich bis zu dieser Entwicklungsstufe ebensowenig wie Barrois irgend Etwas wahrnehmen können.

Digitized by Google

Je wichtiger und interessanter mir nun die nächstfolgenden Wandlungen der freien Larve, besonders die Art ihres Festsetzens und ihre eigentliche Metamorphose zum fertigen Schwamm erscheinen, und je mehr Sorgfalt ich darauf verwandt habe, diese Vorgänge zu erforschen, um so mehr muss ich es bedauern, gerade in dieser Hinsicht keine sicheren, mir selbst genügenden Beobachtungsresultate mittheilen zu können. Zwar habe ich zahlreiche Larven unter scheinbar günstigen Bedingungen im hängenden Tropfen einer feuchten, durch lebende Algen mit frischem Sauerstoff versehenen Kammer mehrere Tage isolirt am Leben erhalten, und auch an denselben gewisse nicht unerhebliche Veränderungen mit einiger Regelmässigkeit eintreten sehen; da aber schliesslich immer anstatt des erwarteten Festsetzens mit obligater Metamorphose das Absterben eintrat, so will ich lieber auf die Beschreibung jener in ihrer Bedeutung zweifelhaften Veränderungen ganz verzichten. Carter und Barrois haben zwar auch den Act des Festsetzens der Larve und ihre Metamorphose nicht beobachten können, schildern jedoch (allerdings in sehr verschiedener Weise) einige Veränderungen, welche bei älteren freischwimmenden Flimmerlarven gesehen wurden und möglicher Weise auf die normale Entwicklung und Metamorphose bezogen werden können. Dahin gehört zunächst Carter's Darstellung einer älteren Larve (Nr. 16, p. 399 und Pl. XX, Fig. 12), welche am vorderen Pol eine kleine geisselfreie Papille, am hinteren Pol eine Gruppe breiter und ebenfalls geisselloser Zellen besass. Die letzteren sollten das frei liegende hintere Ende eines den centralen Theil der Larve erfüllenden gleichartigen Zellenhaufens darstellen.

Ganz anders sehen nun aber die älteren Larven aus, welche Barrois beschreibt (Nr. 19, p. 47 des Separatabdrucks und Pl. XV, Fig. 30—32). Derselbe fand die Zellen des hinteren rothen Drittheils der Larve voluminöser, besonders aber länger und zu einer mehr compacten vorspringenden Masse mit kurzen Geisseln vereinigt, während er den vorderen Theil der Larve zwar bedeutend vergrössert, gleichsam aufgetrieben, aber nur von einer dünnen Lage platter Zellen gebildet sah.

Junge Schwämme habe ich ebenso wie Barrois bald nach der Metamorphose aufgefunden und bin zu einer ähnlichen Auffassung ihres Baues gelangt wie jener Forscher.

Am Grunde von Glasbehältern, in welchen frische lebenskräftige Halisarcakrusten sich einige Tage lebend erhalten hatten, fanden sich der Unterlage leicht angeheftet oder auch wohl ganz frei unregelmässig rundliche Körper von circa 0,5 Mm. Durchmesser (Fig. 23). An der im Allgemeinen glatten Oberfläche derselben liess sich eine einschichtige Lage einfacher epithelialer Plattenzellen des Ektoderms leicht erkennen,



Digitized by Google

deren continuirliche Fortsetzung auch die mehrfach vorhandenen Vertiefungen und Einstülpungen auskleideten. Merkwürdiger Weise konnte ich an diesen Zellen nicht überall die Geisseln mit genügender Deutlichkeit erkennen. Am Besten gelang dies noch bei manchen der erwähnten Vertiefungen und Einstülpungen, und wahrscheinlich mit letzteren im Zusammenhang stehenden grösseren hellen Hohlräumen mit Ektodermauskleidung. Unter dieser Ektodermschicht folgte ein Gallertgewebe mit zahlreichen rundlichen, zackigen oder unregelmässig sternförmigen Zellen mit amöboider Beweglichkeit, ein Gewebe, welches durchaus dem Mesoderm des erwachsenen Schwammes gleicht. In demselben eingebettet fanden sich dann endlich auch die bei den verschiedenen zur Beobachtung kommenden Exemplaren in verschiedener Anzahl vorhandenen Geisselkammern, welche in Nichts von den oben beschriebenen abwichen und zuweilen in offener Verbindung mit den von den Ektodermzellen ausgekleideten Einstülpungen angetroffen wurden (Fig. 23). Bestimmtere Angaben über die Anordnung dieser Geisselkammern und die Figuration des ganzen Höhlensystems dieser jungen Schwämme kann ich leider ebensowenig wie Barrois machen. Eine von hellerer Rindenmasse scharf abgesetzte centrale dunklere Gewebspartie, welche Barrois in Fig. 34 und 35 seines Aufsatzes [Nr. 19] zeichnet und als Mesoderm beschreibt, habe ich nicht gesehen.

Bevor ich nun die Halisarca lobularis verlasse, um zu der andern von mir studirten Art derselben Gattung überzugehen, will ich noch darauf hinweisen, dass eine von Oscar Schmidt unter der Bezeichnung Chondrosia tuberculata beschriebene und abgebildete [Nr. 7, p. 24 und Tafel V, Fig. 4] dunkelolivenbraune Spongie aus dem Becken von Sebenico meiner Ansicht nach zu Halisarca lobularis gehört. Schon Oscar Schmidt selbst hat die grosse Uebereinstimmung im Bau hervorgehoben, wenn er sagt: »Ein Durchschnitt eines der Höcker (von Chondrosia tuberculata) gewährt bei schwacher Vergrösserung (*b*) so genau den Anblick der Lappen von Halisarca lobularis, dass ich die Beschreibung wiederholen müsste. Es kommt nur einiges weitere Detail hinzu«. Als letzteres führte Schmidt das Vorhandensein zahlreicher zipfelförmiger Erhebungen der farblosen Aussenschicht (von 0,0556 Mm. Höhe) und darauf befindliche trichterförmige in feine Gänge sich fortsetzende Einströmungsporen, sowie das Vorkommen heller, theils ganz leerer, theils mit Körnchen erfüllter zellenartiger Hohlräume von 0,0093 Mm. Durchmesser neben wirklichen Zellen in seiner »Sarkodesubstanz« (meinem Mesoderm) an. Zipfelförmige Oberflächenerhebungen der erwähnten Art habe ich aber, wie die obige Beschreibung und meine Abbildungen Fig. 16 und 20 ergeben, an allen nicht mehr ganz jungen Exemplaren

Digitized by Google

der Halisarca lobularis gefunden, ebenso die trichterförmigen Eingänge der zuführenden Wassercanäle, wie Oscar Schmidt sie in Fig. 4c der Tafel IV neben einem jener Zipfel abbildet. Als einziger Unterschied bleiben also jene eigenthümlichen zellenartigen Hohlräume und die grössere Festigkeit des ganzen Körperparenchyms.

Um mir über diese Eigenthümlichkeiten auf Grund eigener Untersuchungen eine selbstständige Ansicht bilden zu können, unterwarf ich das von Schmidt studirte und abgebildete Originalexemplar seiner Chondrosia tuberculata, welches sich in seiner dem zoologischen Museum des Grazer Joanneum einverleibten schönen Spongiensammlung in Alkohol wohl conservirt befindet, einer erneuten histiologischen Untersuchung, und habe der Wichtigkeit der Sache wegen hier eine nach mehreren senkrechten Durchschnitten combinirte Uebersichtszeichnung (Fig. 15) aufgenommen. Wenn es nun hiernach keinem Zweifel unterliegen kann, dass diese Schwammkruste in allen gröberen und feineren Bauverhältnissen mit Halisarca lobularis vollständig übereinstimmt, so weicht sie doch darin von den meisten anderen mir zu Gebote stehenden Exemplaren jener Species auffallend ab, dass die hyaline Grundsubstanz des Mesodermgewebes besonders in den verhältnissmässig dicken Balken des unteren Netzwerkes ungewöhnlich stark lichtbrechend ist, und dass die meisten Mesodermzellen in rundlichen glatten Lücken liegen, welche sie nur zum kleinsten Theil mit ihrem körnigen, den Kern einschliessenden Plasmakörper ausfüllen, während der übrige Raum von einer hellen Flüssigkeit eingenommen wird. Hierdurch erhält nun das ganze Gewebe mehr das Aussehen eines der Spirituseinwirkung ausgesetzten Hyalinknorpels, als des gallertigen Bindegewebes, obwohl auch zahlreiche sternförmige oder unregelmässig zackige Zellen ohne solche helle Lücken vorkommen.

Wären nun wirklich von diesen Erscheinungen bei keiner der no-[illegible]schen Halisarca lobularis-Exemplare Andeutungen zu finden, so [illegible]de uns dieser Umstand vielleicht bestimmen können, jener Kruste [illegible] Sebenico eine gesonderte Stellung anzuweisen. Ich habe jedoch [illegible] oben darauf aufmerksam gemacht, dass gerade die Consistenz [illegible] damit zugleich das Lichtbrechungsvermögen der hyalinen Meso[illegible]grundsubstanz bei Halisarca lobularis ganz beträchtlich wechselt, [illegible] ich kann versichern, dass die Consistenz sowie das Lichtbrechungs[illegible]gen mancher meiner Triester Krusten derjenigen des in Rede [illegible]nden Exemplares von Sebenico nicht nachstand. Solche helle [illegible]liche Lücken aber mit geschrumpften Zellen darin, wie sie hier [illegible]zahlreich, ja geradezu dominirend auftreten, kommen auch bei in [illegible] gehärteten Krusten der Triester Halisarca lobularis zwischen



Digitized by Google

den gewöhnlichen zackigen und sternförmigen Zellen des Mesoderms durchaus nicht selten, ja hier und dort sogar ziemlich häufig zur Beobachtung. Ich kann daher auch in den schon von Oscar Schmidt beschriebenen und von mir bestätigten Eigenthümlichkeiten unserer Kruste nur eine (vielleicht etwas ungewöhnlich) weitgehende Ausbildung gewisser, auch bei anderen Exemplaren von Halisarca lobularis vorkommenden Verhältnisse sehen, muss dem entsprechend Oscar Schmidt's Chondrosia tuberculata zu Halisarca lobularis ziehen, und glaube sie nach Schmidt's Farbenangabe der varietas brunnea zutheilen zu dürfen.

### Halisarca Dujardini, Johnston.

Eine zweite wohlcharacterisirte Myxospongienform, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist die zuerst von Dujardin entdeckte, dann von verschiedenen andern Zoologen untersuchte Halisarca Dujardini, Johnston, zu welcher Species ich übrigens aus später zu entwickelnden Gründen auch Oscar Schmidt's Halisarca guttula der Adria rechnen muss. Das mir zugängliche Untersuchungsmaterial bestand erstens aus mehreren bei Triest auf Aporhais pes pelecani gefundenen, 3—4 Cm. breiten und circa 5 Mm. hohen Krusten, welche ich lebend von der zoologischen Station in Triest zugesandt erhielt, zweitens aus einem in starkem Spiritus gut conservirten, von Oscar Schmidt selbst etiquettirten und in der Grazer Joanneumsammlung aufbewahrten Originalexemplare der Halisarca guttula O. Schmidt's aus Venedig, welche als eine unregelmässig lappige Kruste die Verzweigung eines Hydroidpolypen umwachsen hatte, drittens aus einigen in starkem Spiritus gut gehärteten an Furcellaria fastigiata sitzenden kleinen knolligen oder klumpigen Massen, welche Prof. Möbius in der Kieler Bucht gesammelt und mir freundlichst zur Untersuchung überlassen hatte, viertens in einem grösseren, ebenfalls in Spiritus gut conservirten, von der Unterlage abgelösten Exemplare aus Neapel, welches ich der Stazione zoologica des Herrn Dr. Dohrn verdanke, und endlich fünftens in einigen kleinen Nordsee-Spiritusexemplaren, welche mir durch Herrn Prof. v. Martens gütige Vermittlung aus dem Berliner zoologischen Museum anvertraut worden waren.

Bei der Beschreibung werde ich zwar im Allgemeinen von den Triester Krusten, welche ich lebend studiren konnte, ausgehen, aber zugleich die übrigen von anderen Orten herstammenden und hie und da geringe Abweichungen zeigenden Exemplare, sowie die Angaben der früheren Beobachter eingehend berücksichtigen.

Was zunächst die mit blossem Auge wahrnehmbaren äusseren Charactere betrifft, so fand ich in Uebereinstimmung mit den übrigen

Digitized by Google

Autoren an den meisten Krusten unregelmässig rundliche oder breitlappige Randcontouren, seltener erschienen sie mehr knollig oder tropfenförmig; letzteres besonders da, wo sie sich nicht auf breiter Unterlage flach hatten ausbreiten können, sondern dünne Stengel und dergleichen umwachsen hatten. Eine eigenthümlich gallertig schleimige Beschaffenheit, welche besonders der oberflächlichsten Gewebsschicht eigen ist und dem Ganzen das Aussehen eines Gallertklumpens giebt, ist von allen Beobachtern als characteristische Eigenthümlichkeit mit Recht hervorgehoben worden. Die Substanz erscheint so succulent und hyalin durchscheinend, die Oberfläche so glatt und wässrig glänzend, dass man unwillkürlich an gewisse zäh-schleimige Sputa erinnert wird.

In Betreff der Farbe differiren die Angaben der bisherigen Untersucher etwas. Während Dujardin sie *weisslich* nannte, bezeichnete Johnston sie als stroh- oder *ockergelb*, Lieberkühn wiederum als *weisslichgrau*. Oscar Schmidt beschreibt seine Halisarca guttula als *gelblichweiss* oder *farblos*, Carter fand seine Exemplare von Halisarca Dujardini *grünlichgelblich*, Barrois dagegen die seinigen *weiss* oder *farblos*. Auf meine Bitte theilte mir Herr Prof. Möbius mit, dass die von ihm bei Kiel gefundenen Exemplare gewöhnlich *weiss*, selten *gelblich* waren.

Halten wir alle diese verschiedenen Angaben zusammen, so ergiebt sich, dass die Färbung bald deutlich *gelb*, bald mehr *weisslich*, bald überhaupt so schwach war, dass man von Farblosigkeit reden konnte.

Die von mir lebend gesehenen Krusten aus der Adria waren *graugelblich* oder *schwach grünlichgelblich*; es würde auch wohl die von Johnston gebrauchte Bezeichnung strohgelb in einzelnen Fällen bezeichnend gewesen sein. Ich habe mich bemüht, in Fig. 5ª den von mir am häufigsten beobachteten Farbenton wiederzugeben.

Die schon von einigen früheren Beobachtern bemerkten dunkleren oder grauen Flecke und netzförmigen Zeichnungen konnte ich gleichfalls deutlich erkennen. Es waren in ziemlich gleichen Abständen über die ganze Kruste zerstreut stehende unregelmässig rundliche, grau oder farblos erscheinende Flecken von circa 1 Mm. Durchmesser, und darunter. Zwischen denselben liessen sich Linien ähnlicher Färbung wahrnehmen, welche hier und dort zu einem Netzwerk mit polygonalen, die Flecken umschliessenden Maschen zusammentraten (Fig. 5ª). Von Oeffnungen konnte ich mit blossem Auge nichts weiter sehen als gelegentlich ein einfaches Osculum ohne röhrenförmige Randerhebung. Baumförmig verzweigte Canalsysteme, wie sie Lieberkühn unter der Oberfläche verlaufen sah, konnte ich nicht entdecken.

Da es mir nicht gelingen wollte, von den lebenden Krusten Schnitte

Digitized by Google

anzufertigen, welche dünn genug gewesen wären, um auch mit starken Vergrösserungen studirt werden zu können, so mussten zur Ermittelung des feineren Baues hauptsächlich feine Schnitte von gehärteten Thieren verwandt werden. Zu diesen hier durchaus nothwendigen Härtungen erwies sich Alkohol absolutus besonders dienlich.

Ich werde nun ebenso wie bei Halisarca lobularis zuerst die Structur der Gewebe, darauf die innere Architektonik des Schwammkörpers und den Bau seiner einzelnen Organe schildern, und sodann dasjenige mittheilen, was ich von seiner Entwicklung habe ermitteln können.

Auch hier sind es wieder die drei von mir einstweilen als Ektoderm, Mesoderm und Entoderm bezeichneten Schichten, welche wesentlich differente Gewebsformationen aufweisen, Gewebsformationen, welche keineswegs vollständig mit den entsprechenden der Halisarca lobularis übereinstimmen.

Gerade die Ektodermlage ist es, welche am Wesentlichsten abweicht und welche der Halisarca Dujardini hauptsächlich ihren eigenthümlichen Character verleiht. Während die sämmtlichen vom Wasser bespülten Flächen der Halisarca lobularis, mit Ausnahme der Geisselkammern, von einer einschichtigen Lage gleichgearteter platter Geisselzellen gedeckt erscheint, sind hier solche Geisselzellen überhaupt nicht vorhanden, und zeigt sich ausserdem ein bedeutender Unterschied zwischen dem die zu- und abführenden Canäle auskleidenden und dem die äussere Schwammoberfläche bedeckenden Epithel. Während nämlich die Wand der ersteren mit einem continuirlichen Lager einfacher sehr platter, polygonaler Epithelzellen versehen ist, an welchen es mir wenigstens nicht gelang, Geisselfäden nachzuweisen, so erscheint die äusserste im Allgemeinen glatte Schwammoberfläche mit einer so eigenthümlichen äussersten Grenzschicht versehen, dass es schwer wird über den histiologischen Character derselben ins Klare zu kommen. Auf den ersten Blick erscheint sie nämlich, besonders bei Anwendung schwächerer Vergrösserungen, wie eine gleichmässig dicke, hyaline, structurlose Lamelle, einem dicken Cuticularsaume ähnlich, welcher einem flächenhaft ausgebreiteten Lager kernhaltiger Zellen aufgelagert wäre. An einzelnen Stellen kann diese Auffassung auch bei Anwendung starker Vergrösserungen plausibel bleiben, wie sie denn auch von anderen Untersuchern, z. B. noch jüngst von G. v. Koch [Nr. 17, p. 84, Fig. 2 der Taf. IV] bestimmt ausgesprochen und vertreten ist. Indessen bin ich doch durch Vergleichung zahlreicher Präparate von verschiedenen Krusten und von verschiedenen Regionen ein und desselben Schwammes schliesslich zu einer abweichenden Ansicht über das Wesen dieser Grenzschicht gelangt. Ich halte sie nämlich, um

Digitized by Google

es gleich kurz heraus zu sagen, für eine einfache Lage von Epithelzellen, welche einer schleimigen oder gallertigen Metamorphose anheimgefallen sind, deren Körper also wenigstens zum Theil in eine helle, gallertig-schleimige Masse umgewandelt ist, und bin dazu durch folgende Beobachtungen genöthigt. Nirgends wird die betreffende Randschicht durchaus homogen und ganz hyalin gefunden, sondern auch an den gleichartigsten und hellsten Partien sieht man immer eine grosse Zahl senkrecht die helle Lage durchsetzender körniger Fädchen, welche entweder von einem äusserst feinen, ebenfalls körnig getrübten und etwas unregelmässigen äussersten Randsaum oder von den Elementen des unterliegenden flachen Zellenlagers mit trichterförmiger Basis entspringen. Solche senkrechte Fäden sind auch ebenso wie der unregelmässig körnige äusserste Randsaum schon von G. v. Koch bemerkt und durchaus naturgetreu in seiner Zeichnung (Nr. 17. Taf. IV, Fig. 2) dargestellt. Diese Andeutungen von einer Structur würden an sich natürlich die Deutung der betreffenden Schicht als eines Cuticularsaumes der unterliegenden Zellenlage keineswegs verhindern, im Gegentheil, derselben sogar eher günstig sein. Indessen zeigte es sich, dass an vielen anderen Stellen, bald an der äussersten Oberfläche der hellen Rinde, bald mitten in derselben Gebilde vorkommen, welche aus einem mit körniger Masse umgebenen, mehr oder minder deutlichen Zellenkerne bestehen, aus dessen körniger Umhüllung nach verschiedenen Seiten, besonders aber senkrecht zur Oberfläche oder parallel derselben ebensolche fadenförmige Fortsätze abgehen, wie sie an anderen Stellen, allein die Rinde senkrecht durchsetzend, zu sehen waren (Fig. 26, 27 u. 28). Ich war anfänglich besonders gegen die an der äussersten Oberfläche liegenden, meistens etwas von oben her abgeplatteten Kerne misstrauisch, welche an den senkrechten Schnitten natürlich nur von der schmalen Seitenkante gesehen wurden und daher nicht so zweifellos erschienen, wie die inmitten der hellen Rinde selbst gelegenen, höchst deutlichen, ovalen, bläschenförmigen Kerne; doch habe ich mich so häufig von dem Vorhandensein echter, wenngleich oft etwas veränderter Kerne auch an jener Stelle überzeugt, dass ich schliesslich jeden Zweifel habe fahren lassen müssen. Bei der aus Neapel erhaltenen Kruste sah ich sogar viele Kerne mit etwas körniger Umhüllung gerade an der äussersten Oberfläche liegen (Fig. 28), während die von Triest stammenden Krusten nur wenige Bildungen der Art in der hellen Rinde selbst, dagegen sehr viele an der Unterfläche, und zwar mit in die Höhe ragenden fadenförmigen Fortsätzen, zeigten. Die Kieler Exemplare endlich liessen nur selten Kerne an der Oberfläche, häufig dagegen solche in der Mitte der hellen Lage erkennen (Fig. 26); dort fanden sich sogar

Digitized by Google

einzelne Stellen, an welchen die Kerne mit Körnchenhof so regelmässig angeordnet und dabei von blasenartigen, hellen Inhalt umschliessenden Höfen umgeben waren, dass man sofort an ein Lager gequollener oder schleimig veränderter Epithelzellen erinnert wurde (Fig. 27).

Das Gewebe der Mesodermschicht gleicht im Allgemeinen den bei Halisarca lobularis gefundenen und oben ausführlich beschriebenen. Auch hier findet sich eine (allerdings besonders weiche) hyaline, gallertige Grundsubstanz, in welcher unregelmässig rundliche, zackige oder sternförmige, zuweilen anastomosirende Zellen in grosser Menge eingebettet liegen. Unter Umständen (bei geschlechtsreifen weiblichen Exemplaren aus der Kieler Bucht) zeigten sich auch zahlreich rundliche Zellen mit dunklen Körnchen vollgepfropft (Fig. 29). Als ein ganz neues, bei Halisarca lobularis nicht gefundenes Gewebselement treten nun hier aber die Fasern hinzu, welche von Oscar Schmidt zuerst bei seiner Halisarca guttula aufgefunden und als für diese Form characteristisch hingestellt wurden. Ich habe aber diese hier näher zu besprechenden Fasern, wenngleich in sehr ungleicher Ausbildung nicht nur bei der Halisarca guttula Schmidt's aus Venedig, sondern auch bei der Halisarca aus Neapel und der notorischen Halisarca Dujardini aus der Nord- und Ostsee wiedergefunden. Die Fasern erscheinen gleichmässig und ziemlich stark lichtbrechend, daher hyalin und etwas glänzend; sie sind annähernd oder ganz drehrund, von sehr verschiedener Dicke und bilden, vielfach sich theilend und mannigfach mit einander anastomosirend, sehr grossmaschige Netze mit schwimmhautartigen Verbreiterungen an den Knotenpuncten. Im gespannten Zustand sind sie gerade, im erschlafften wellig gebogen. Die dickeren Stränge sind aus vielen feinen Fasern, Fibrillen zusammengesetzt (Fig. 24 u. 25). Will man sie mit bekannten Gewebselementen nahestehender Thiergruppen vergleichen, so würde man sie am Besten mit jenen Faserzügen zusammenstellen können, welche in dem Gallertgewebe der Scheibe mancher höherer Medusen vorkommen und zuerst von Max Schultze genauer studirt und vortrefflich abgebildet sind [1]), aber auch wohl den Fibrillenbündeln des areolären Bindegewebes des Wirbelthierkörpers vergleichen können. Stets liegen die Fasern in der gallertigen Grundsubstanz ohne eine nachweisbare directe Beziehung zu den zelligen Elementen, welche letzteren zwar häufig genug in ihrer unmittelbaren Nähe, aber nie in ihnen selbst oder in directer Verbindung mit ihnen gefunden werden. Während sie bei einigen Exemplaren, besonders bei dem aus Neapel erhaltenen, aber auch bei den Triestern, reich entwickelt gefunden wurden, er-

1) Müller's Archiv 1856. p. 311 und Taf. XI, Fig. 7.

Digitized by Google

schienen sie bei den aus der Kieler Bucht stammenden sehr spärlich und fehlten sogar hier und da gänzlich. Da sie aber doch auch hier überhaupt gefunden sind, so glaube ich nicht, einzig und allein auf die grössere oder geringere Entwicklung dieser Fasern hin bei sonst völliger Uebereinstimmung zwischen den Nord- und Ostsee-Exemplaren, der Halisarca Dujardini Johnston, einerseits und denjenigen der Adria und des Mittelmeeres, der Halisarca guttula O. Schmidt's andererseits einen Speciesunterschied annehmen zu müssen, sondern fasse beide unter dem gemeinschaftlichen Namen (der älteren Bezeichnung) Halisarca Dujardini als eine Art zusammen.

Um die bei einigen Kieler Exemplaren in Menge vorkommenden einfachen und in der Furchung begriffenen Eier hatten sich hier die nämlichen endothelartigen Plattenzellen an der Innenfläche der betreffenden Mesodermhohlräume ausgebildet (Fig. 29), wie wir sie bei Halisarca lobularis kennen gelernt haben.

Die das Entoderm darstellenden Kragenzellen der Geisselkammern liessen durchaus keine Abweichung von denjenigen der Halisarca lobularis erkennen.

Die Figuration und die Verbindung der Hohlräume zeigte sich bei dieser Halisarca weniger regelmässig, und gerade deshalb schwieriger zu ermitteln, als bei der anderen Art. Freilich war schon von früheren Untersuchern, besonders von Lieberkühn, Schmidt und G. v. Koch das Vorhandensein von Geisselkammern einerseits und von scheinbar epithellosen Gängen andererseits festgestellt, indessen war die Beziehung dieser Hohlräume zu einander nicht erkannt worden.

Durch meine eigenen Untersuchungen bin ich zu folgender Auffassung gelangt. Es findet sich ein von der äusseren Oberfläche her durch verhältnissmässig enge Poren zugängiges System von mehr oder weniger weiten spaltenförmigen, oft sogar lacunösen und anastomosirenden zuführenden Canälen, ferner ein System von mehr rundlichen weiteren abführenden Canälen, und endlich zwischen beiden die grosse Zahl der unregelmässig sackförmigen, bisweilen auch wohl schwach ausgebauchten oder selbst etwas verästelten Geisselkammern. Die letzteren stehen in radiärer Anordnung in der Umgebung der abführenden Canäle und münden in diese direct mit meist weiter Ausgangsöffnung, während sie andererseits durch sehr veränderliche Zugangsporen das Wasser aus den erwähnten zuführenden Canälen, welche zwischen den abführenden sich hinziehen, eintreten lassen.

Eine dem Balkennetzwerk der Halisarca lobularis entsprechende von Geisselkammern freie Partie fehlt hier ganz.

Die abführenden Canäle sind zwar in der äusseren Partie mit einer

Digitized by Google

gewissen Regelmässigkeit angeordnet, wie schon die ihnen entsprechenden, mit blossem Auge wahrnehmbaren dunklen Flecke durch ihre gleichmässige Vertheilung anzeigen und ziehen auch anfangs ziemlich gerade nach abwärts, bald aber nehmen sie einen unregelmässigen Verlauf und mögen wohl auch schliesslich untereinander anastomosiren. Dem entsprechend sind auch die (hier wie bei Halisarca lobularis) spaltenförmigen zuführenden Canäle, besonders in den mittleren und unteren Partien des Schwammes nicht mehr senkrecht zur Oberfläche orientirt, sondern liegen so unregelmässig, dass es schwer wird, ihren Verlauf zu enträthseln. Dazu kommt, dass bei der grossen Weichheit des Mesoderms sich alle diese Gänge ebenso wie die Geisselkammern bei der Erhärtung schwer mit ihrem natürlichen Lumen und in normaler Lage erhalten lassen, vielmehr sehr häufig ganz oder theilweise collabirt, hier und da auch wohl ungebürlich ausgedehnt oder ganz verzerrt erscheinen. Besonders leicht müssen sich natürlich die engen Passagen verlegen, so dass es nicht zu verwundern ist, wenn gerade die feinen Zugangsporen der Geisselkammern nur hier und da deutlich erkannt werden konnten.

Uebrigens will ich nicht unterlassen, schliesslich auch noch auf gewisse Verschiedenheiten aufmerksam zu machen, welche die von mir untersuchten Schwammkrusten je nach den Fundorten hinsichtlich der Form und Anordnung der einzelnen Theile des Canal- und Höhlensystems zeigten. Während nämlich bei dem aus Venedig stammenden Exemplar der Halisarca guttula O. Schmidt's sich ein flaches anastomosirendes Lacunensystem dicht unter einer verhältnissmässig dünnen Rindenlage des Mesoderms ausbreitete, in welches das Wasser einerseits von aussen durch Poren jener Rinde eindrang, aus welchem es andererseits durch die in's Innere eindringenden Spalten den Geisselkammern zugeleitet ward (Fig. 25), drangen bei den Triester, Kieler und Neapler Krusten die zuführenden Canäle gleich als isolirte Spalten zwischen den mit Geisselkammern besetzten abführenden Hauptcanälen in die Tiefe, so dass es gar nicht zur Bildung einer besonderen unterminirten Rindenschicht kam. Ziemlich variabel zeigte sich auch die Gestalt und Grösse der Geisselkammern, welche bei den aus Venedig und der Kieler Bucht erhaltenen Schwämmen meistens einfach rundlich oder sackförmig von 0,03—0,04 Mm. Durchmesser (Fig. 25), bei den aus Neapel bezogenen mehr länglich und etwas grösser, bei den Triester Exemplaren endlich kolbenförmig, dabei mannigfach ausgebuchtet und sogar etwas verzweigt, auch bedeutend grösser waren (Fig. 24).

Hinsichtlich der Ausmündung der Geisselkammern in die abführenden Hauptcanäle liessen sich ebenfalls gewisse Unterschiede erkennen,

Digitized by Google

lche aber grösstentheils allein von der Präparation und von dem Zu-
nde der Thiere zur Zeit der Erhärtung abhängig zu sein schienen.
allen denjenigen Präparaten nämlich, bei welchen die abführenden
uptcanäle weit ausgedehnt, also wahrscheinlich zur Zeit der Erhär-
g stark gefüllt waren, mündeten die Geisselkammern unmittelbar
breiter Ausgangsöffnung in jene abführenden Canäle direct aus
. 24 u. 25), während da, wo diese letzteren collabirt, also zur Zeit
Erhärtung mehr oder minder vollständig entleert waren, von der
ammengefallenen Mesodermmasse kleine Canäle formirt waren,
che sich als zu den abführenden Hauptcanälen hinleitende Aus-
gsporen der einzelnen Geisselkammern darstellten.

Ueber die Fortpflanzung und Entwicklung von Halisarca Dujardini
n ich nur einige Beobachtungen mittheilen, welche ich an einem
chlechtsreifen, mit einfachen und in der Furchung begriffenen Eiern
llten weiblichen Exemplare aus dem Kieler Hafen machen konnte.
ich in demselben übrigens nichts von Spermatozoen oder deren Ent-
klungsstufen wahrnahm, so halte ich es für sehr wahrscheinlich,
s auch diese zweite Art der Gattung Halisarca ebenso wie die Hali-
ca lobularis getrennten Geschlechts ist.

Nach der Angabe von Barrois, welcher Gelegenheit hatte, Eier und
bryonen von Halisarca Dujardini zu studiren, verläuft die erste Ent-
klung hier durchaus ebenso wie bei Halisarca lobularis, nur sollen
Embryonen doppelt so klein als dort und fast immer farblos sein.
Mögen nun die reifen Embryonen (welche ich nicht sah) immerhin
halb so klein sein als diejenigen der Halisarca lobularis, die reifen
r sind nicht kleiner als bei jener Art, nämlich von circa 0,1 Mm.
chmesser.

Da bei Halisarca Dujardini jenes eigenthümliche Balkennetzwerk
H. lobularis, in welchem dort fast ausschliesslich die Entwicklung
Eier vor sich geht, ganz fehlt, so dürfen wir uns nicht wundern,
die in der Furchung begriffenen Eier ganz unregelmässig zwischen
Canälen und Geisselkammern vertheilt zu finden. Stets sind sie
r auch hier ganz vom Mesoderm umschlossen und liegen in beson-
en mit endothelartigen Plattenzellen ausgekleideten Höhlen.

Wenn ich nun auch im Allgemeinen, in Uebereinstimmung mit
rois' Angabe die Furchung hier in ähnlicher Weise sich vollziehen
, wie bei Halisarca lobularis, so scheint es mir doch von Interesse,
wenn auch nicht bedeutende, so doch immerhin auffällige Abwei-
ng hier zu erwähnen und mit Abbildungen (Fig. 30—33) zu illu-
ren, welche darin besteht, dass die Furchungshöhle nach ihrem
en Auftreten bei circa sechzehn Furchungskugeln nicht wie bei

Digitized by Google

Halisarca lobularis continuirlich an Umfang zunimmt; und dass die sie umschliessenden Zellen bei der fortschreitenden Theilung sich nicht auch in radiärer Richtung verkürzen, sondern dass sich die letzteren während ihrer Theilung in der Richtung des Radius strecken und dabei die ursprüngliche Furchungshöhle eher verkleinern als an Umfang zunehmen lassen (Fig. 32—34). Später wächst dann allerdings auch die Furchungshöhle, und es gehen wohl zweifellos aus den langen prismatischen Zellen durch weitere Theilung und Verkürzung schliesslich die Geisselzellen der Flimmerlarve hervor.

---

Während nun alle von mir selbst untersuchten und die meisten der von Anderen beschriebenen Halisarcaformen zu einer der beiden soeben geschilderten Species gestellt werden können, muss dies für einige von Giard und Carter erwähnte und mit besonderen Speciesnamen belegte, aber keineswegs hinlänglich gründlich studirte Formen einstweilen noch zweifelhaft bleiben.

Es sind dies Halisarca mimosa, Giard, Halisarca de Roscoff, Giard (Nr. 11, p. 488) und Halisarca cruenta Carter (Nr. 20, p. 228).

Die von Giard als Halisarca mimosa bezeichnete Art kommt bei Wimereux près Boulogne vor und soll eine daselbst häufige Synascidie, Botrylloides rubrum nachahmen. Die ganze Beschreibung Giard's bezieht sich aber nur auf das äussere Ansehen; sie lautet[1]: »Cette éponge s'étend comme le Botrylloides rubrum en plaques assez minces à surface plane, d'un rouge brique varié de jaune orangé. Les oscules ont le meme diamètre que les cloaques communs du Botrylle. Leur limbe est bordé d'un finliséré rouge plus foncé legèrement carminé. A la surface du cormus et autour des oscules, en aperçoit des séries de lignes orangées disposées comme les lignes radiales des animalcules ascidiens«. Nicht viel mehr erfahren wir über die von demselben Forscher bei Roscoff an der Basis von Cystosira häufig gefundene andere Halisarca: »d'un rouge carmin uniforme, passant parfois au jaunâtre et imitant assez bien une petite Cynthia composée, qui abonde dans la même zone sur les tiges des Laminaires«. »Les cormus de l'Halisarca de Roscoff présentent une surface non plane, mais au contraire mamelonée, cérébroide. Leur consistance est sémi-cartilagineuse; ils jouissent d'une grande élasticité et répoussent vivement le verre qui les comprime quand on veut en examiner une parcelle au microscope. Les oscules sont peu apparents, non bordés«. Wie schon oben erwähnt, ge-

1) Nr. 11, p. 488.

Digitized by Google

lang es GIARD, bei dieser letzteren Myxospongie die Formation der Eier, deren totale Furchung und die Entwicklung des bewimperten Embryo zu beobachten.

Der Vermuthung GIARD's: »Cette espèce est peut-être voisine de l'Halisarca guttula d'Oscar Schmidt« kann ich keineswegs beistimmen. Vielmehr muss ich nach seiner eigenen Beschreibung als wahrscheinlich annehmen, dass er die Halisarca lobularis purpurea, wie ich sie in Fig. 5 abgebildet habe, vor sich hatte.

Die dürftige Characteristik endlich, welche CARTER von den bei der englischen Porcupine-Expedition einige Meilen nördlich von Cap Vincent gefundenen und als Halisarca cruenta bezeichneten Krusten gegeben hat (Nr. 20, p. 228), wonach dieselben aus einem krapp- oder carmoisinrothen, zarten »sarco-fibrous« Häutchen von unregelmässig welligen Randcontouren und glatter Oberfläche bestehen, in deren »areolärer Sarkodemasse« die Geisselkammern und gelegentlich auch tief rothe kugelförmige Eier vorkommen — reicht nicht aus, um auch nur eine annähernd genügende Vorstellung von deren Organisation zu gewinnen.

Graz, September 1876.

---

Digitized by Google

## Literatur

in chronologischer Ordnung.


Nr. 1. 1838. DUJARDIN. Observations sur les éponges etc. in Annales des sciences nat. Zool. Sér. II. Tome X. p. 6.

Nr. 2. 1842. JOHNSTON. A history of british sponges. p. 192.

Nr. 3. 1859. LIEBERKÜHN. Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. Im Archiv für Anatomie und Physiologie. 1859. p. 353.

Nr. 4. 1862. OSCAR SCHMIDT. Die Spongien des adriatischen Meeres. 1862. p. 79.

Nr. 5. 1864. OSCAR SCHMIDT. Erstes Supplement zu den Spongien des adriatischen Meeres. 1864. p. 40.

Nr. 6. 1866. BOWERBANK. British spongiadae. Vol. II. p. 224.

Nr. 7. 1868. OSCAR SCHMIDT. Die Spongien der Küste von Algier. 1868. p. 1 u. 24.

Nr. 8. 1870. OSCAR SCHMIDT. Grundzüge einer Spongienfauna des atlantischen Gebietes.

Nr. 9. 1872. CARTER. Proposed name for the sponge-animal, viz. Spongozoon. In den Annals of nat. hist. 1872. Vol. X. p. 47.

Nr. 10. 1873. CARTER. On two new species of Gummineae etc. in den Annals of nat. hist. 1873. Vol. XII. p. 25.

Nr. 11. 1873. GIARD. Histoire natur. des synascidies, in den Archives de Zoologie expérimentale. 1873. Tome II. p. 488.

Nr. 12. 1874. CARTER. On the spongozoa of Halisarca Dujardini. In den Annals of nat. hist. 1874. Vol. XIII. p. 315.

Nr. 13. 1874. CARTER. On Halisarca lobularis. In den Annals of natur. hist. 1874. Vol. XIII. p. 433.

Nr. 14. 1874. CARTER. On the nature of the seed-like Body of Spongilla; and on the presenze of spermatozoa in the spongida. 1874. Vol. XIV, p. 97.

Nr. 15. 1874. CARTER. Development of the marine sponges. In den Annals of nat. hist. 1874. Vol. XIV. p. 321.

Nr. 16. 1875. CARTER. Notes introductory to the study and classification of the spongida. 1875. Vol. XVI. p. 1.

Nr. 17. 1876. G. v. KOCH. Zur Anatomie von Halisarca Dujardini, Johnston. In dem Morpholog. Jahrbuch. Bd. II. p. 83.

Nr. 18. 1876. EL. METSCHNIKOFF. Beiträge zur Morphologie der Spongien. In dieser Zeitschrift. Bd. XXVII. p. 275.

Nr. 19. 1876. BARROIS. Embryologie de quelques éponges de la Manche. In den Annales des scienc. nat. Zool. serie VI. Tome III. 1876.

Nr. 20. 1876. CARTER. Descriptions and figurs of deep-sea sponges etc. In den Annals of natural history 1876. Vol. XVIII. p. 228.


Digitized by Google

## Erklärung der Abbildungen

auf Tafel I — V.

### Tafel I.

Fig. 1. Halisarca lobularis var. coerulea von der Fläche gesehen. Aus der Bai von Muggia.

Fig. 2. Halisarca lobularis var. coerulea von der Seite und von oben gesehen. Aus der Bai von Muggia.

Fig. 3. Halisarca lobularis var. rubra. Vom Triester Hafeneingang, vor der zoologischen Station.

Fig. 4. Halisarca lobularis var. pallida. Vom Triester Hafeneingang, vor der zoologischen Station.

Fig. 5. Halisarca lobularis var. purpurea. Aus der Bai von Muggia.

Fig. 5ᵃ. Halisarca Dujardini auf Aporhaïs pes pelecani. Von Triest.

Fig. 6. Halisarca lobularis, var. rubra, lebend. Eine Partie der Oberfläche mit einer Oscularröhre, bei auffallendem Lichte. Vergr. 30/1.

Fig. 7. Halisarca lobularis, var. rubra, lebend. Randpartie bei durchfallendem Licht. Vergr. 100/1.

Fig. 8. Halisarca lobularis, var. pallida. Senkrechter Durchschnitt einer jungen flachen Kruste. Combinirt. Vergr. 100/1.

### Tafel II.

Fig. 9. Eine Oscularröhre von Halisarca lobularis var. coerulea, lebend. Vergr. 50/1.

Fig. 10. Randpartie einer lebenden Halisarca lobularis coer. bei durchfallendem Licht. Vergr. 500/1.

Fig. 11. Gipfelpapillen einer lebenden Halisarca lobularis coerulea. Vergr. 500/1.

Fig. 12. Isolirte lebende Geisselkammer-Kragenzellen. Vergr. 800/1.

Fig. 13. Randvorsprung mit einer Geisselkammer von einer lebenden Halisarca lobul. pallida. Vergr. 500/1.

Fig. 14. Querschnitt eines abführenden Canals mit umliegenden Geisselkammern und zuführenden Canälen von einer in Spiritus erhärteten Halisarca lobularis brunnea.

Fig. 15. Senkrechter Durchschnitt der von Oscar Schmidt als Chondrosia tuberculata bezeichneten Halisarca lobularis. Vergr. 200/1.

### Tafel III.

Fig. 16. Senkrechter Durchschnitt eines gyrus von einer in Alkohol absol. erhärteten männlichen Halisarca lobularis coerulea, mit Spermaballen. Vergr. 25/1.

Fig. 17. Lebende Spermatozoen von Halisarca lobularis coerulea, *a* u. *b* reife, *c* und *d* unreife Spermatozoen. Vergr. 800/1.

Fig. 18. Spermaballen mit Umgebung von Halisarca lobularis coerulea. Vergrösserung 500/1.

Fig. 19. Partie aus dem Balkennetzwerk einer männlichen Halisarca lobularis coerulea mit sich entwickelnden Spermaballen. Vergr. 500/1.

Digitized by Google

**Tafel IV.**

Fig. 20. Senkrechter Durchschnitt eines gyrus von einer in Alkohol absol. erhärteten weiblichen Halisarca lobularis coerulea, mit Eiern in der Entwicklung, Furchung und mit reifen Embryonen. Combinirt. Vergr. 50/1.

Fig. 21. Flimmerlarve von Halisarca lobularis coerulea, lebend. Vergr. 800/1.

Fig. 22. Geisselzellen einer Flimmerlarve von Halisarca lobularis coerulea, *a*, gruppenweise, *b*, vollständig isolirt. Vergr. 1000/1.

Fig. 23. Junger Schwamm bald nach der Metamorphose; von Halisarca lobularis coerulea. Vergr. 800/1.

**Tafel V.**

Halisarca Dujardini.

Fig. 24. Senkrechter Durchschnitt einer Halisarca Dujardini, von Triest. Randpartie. Erhärtung in Alkohol absolutus. Vergr. 300/1.

Fig. 25. Senkrechter Durchschnitt einer Halisarca Dujardini von Venedig, von Oscar Schmidt als Halisarca guttula bezeichnet. Vergr. 500/1. Randpartie.

Fig. 26. Senkrechter Durchschnitt der hellen Rindenschicht einer Halisarca Dujardini aus der Kieler Bucht. Vergr. 500/1.

Fig. 27. Senkrechter Durchschnitt der hellen Rinde einer Halisarca Dujardini aus der Kieler Bucht. Vergr. 500/1.

Fig. 28. Senkrechter Durchschnitt der hellen Rinde einer Halisarca Dujardini aus Neapel. Vergr. 500/1.

Fig. 29. Leere Kammer eines sich furchenden Eies von Halisarca Dujardini mit Umgebung. Vergr. 500/1.

Fig. 30—33. Furchungsstadien von Eiern aus einer Halisarca Dujardini der Kieler Bucht. Vergr. 500/1.

Digitized by Google

# Ueber den Dendrocometes paradoxus, Stein, nebst einigen Bemerkungen über Spirochona gemmipara und die contractilen Vacuolen der Vorticellen.

Von

**O. Bütschli,**
Docent am Polytechnikum in Carlsruhe.

Mit Tafel VI.

## 1. Ueber Dendrocometes paradoxus.

Vor kurzer Zeit veröffentlichte ich die Resultate einiger Beobachtungen, welche ich über die Entstehung des sogenannten inneren Sprösslings der Podophrya quadripartita anzustellen Gelegenheit fand[1]. Es ergab sich, dass dieser Sprössling in sehr eigenthümlicher Weise sich bilde, so dass dadurch der directe Anschluss der inneren oder endogenen Knospung an die äussere Knospenbildung vermittelt wird. Im Laufe der erwähnten Mittheilung hatte ich Gelegenheit auch auf den höchst merkwürdigen Dendrocometes paradoxus hinzuweisen, indem nämlich dieser seltsame Organismus nach den Beobachtungen Stein's[2] allein unter den Acineten — zu welchen er die nächste Verwandtschaft besitzt — ein Hervorgehen des Sprösslings aus dem Nucleus vermuthen liess.

Diese besonderen Verhältnisse in der Fortpflanzungsgeschichte des D. paradoxus, wie sie Stein beobachtet haben wollte, bewogen mich, diesem kleinen Organismus, der auf den Kiemenblättern des Gammarus pulex lebt, nachzuspüren. Nach einigen vergeblichen Bemühungen fand ich denn auch im Laufe dieses Sommers unser Thierchen in ziemlicher

1) Ueber die Entstehung des Schwärmsprösslings der Podophrya quadripartita. Jenaische Zeitschrift 1876.

2) Stein, Friedr. Die Infusionsthiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854. p. 205—217.



Digitized by Google

Menge, und gelang es mir einige Beobachtungen über seinen Bau und die Art seiner Fortpflanzung zu machen, welche nicht ohne Interesse sein dürften und durch welche das Wesen der innern Knospung eine neue Illustration in dem Sinne erhält, in welchem ich sie schon bei der Podophrya quadripartita aufzufassen versuchte.

Der Dendrocometes paradoxus wurde von Stein zuerst im Jahre 1851 beschrieben [1]), später wurden dann diese Beobachtungen von ihm in seinem grösseren Werke über die Entwicklungsgeschichte der Infusionsthiere (Op. s. c.) erweitert und vermehrt nochmals mitgetheilt. Seit dieser Zeit ist seltsamer Weise meines Wissens diesem Thier von anderer Seite keine Aufmerksamkeit geschenkt worden, obgleich man hätte denken sollen, dass seine seltsame Form und Fortpflanzung hierzu besonders aufgefordert haben würden. Stein erkannte in den Dendrocometen eine in eigenthümlicher Weise ausgebildete Acinetenform. Da er dazumal gerade mit der Entwicklung seiner sogenannten Acinetentheorie beschäftigt war, so suchte er natürlich auch für den Dendrocometes nach der zugehörigen Vorticellenform, und da bot sich denn die mit demselben fast beständig zusammen vorkommende seltsame Spirochona gemmipara gewissermassen von selbst an; er vermuthete daher, dass sich aus den Knospensprösslingen der Spirochona zuweilen Dendrocometen hervorbildeten und umgekehrt die Sprösslinge des Dendrocometes unter gewissen Umständen in Spirochonen sich weiter entwickelten.

Claparède und Lachmann haben diese beiden von Stein in Zusammenhang gebrachten Infusorienformen nicht studirt, und auch neuere Infusorienforscher haben sich mit denselben nicht weiter beschäftigt.

Die äusseren Gestaltsverhältnisse unsers Thieres und ihre mannigfachen Modificationen sind von Stein schon so eingehend geschildert worden, dass ich seinen Mittheilungen in dieser Hinsicht nichts zuzufügen weiss.

Dagegen habe ich Einiges über die feineren Bauverhältnisse zu bemerken.

Der Körper unseres Thierchens wird wie der der eigentlichen Acineten von einer recht deutlichen Cuticula von nicht unansehnlicher Stärke überzogen, die sich, wie schon Stein beobachtete, auf den Armen mehr und mehr verdünnt, bis sie an den Endzinken derselben kaum mehr bemerkbar ist. Kalilauge (35 Proc.) bringt die Cuticula zum Verschwinden.

Die eigentliche Leibesmasse des Dendrocometes, das Endoplasma,

1) Stein, Neue Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und des feineren Baues der Infusionsthiere Diese Zeitschr. Bd. III.

Digitized by Google

e nach Umständen bald ganz dicht mit stark glänzenden, farblosen
nern erfüllt und daher sehr undurchsichtig, oder die Körner sind
licher vorhanden, bis schliesslich das Thierchen fast körnerfrei und
chsichtig werden kann, wie sich ja Aehnliches auch bei andern
neten zeigt.

Aeusserlich zeigt der Leib des Dendrocometes bekanntlich gar keine Contractionen, dagegen beobachtet man im Endoplasma schwankende und zitternde Bewegungen der Körnchen, verbunden mit langsamen Strömungserscheinungen. Das Thierchen sitzt nicht unmittelbar mit seiner breitgedrückten Basalfläche auf dem Kiemenblatt des Gammarus auf, sondern auf einer dünnen, häutigen Platte, die seitlich etwas über die Körperränder hervorsieht (Fig. 1 *pl*) und die wohl ohne Zweifel als ein Abscheidungsproduct der Basalfläche des Acinetenkörpers und als ein Homologon des Stieles anderer Acineten betrachtet werden darf.

Ich war mehrfach im Zweifel über die thatsächliche Existenz dieser Basalplatte, bis ich Gelegenheit hatte, solche Platten ohne das Thier auf den Kiemenblättern zu beobachten und einmal, wie weiter unten noch genauer zu beschreiben sein wird, ein Thier mit Zurücklassung dieser Platte sich entfernen sah.

Der Bau der Arme ist von hohem Interesse. Auch hier habe ich über die allgemeinen Gestaltsverhältnisse, die Zahl und Verzweigung derselben nichts zu bemerken, da diese Puncte schon von Stein sehr eingehend erörtert worden sind. Ich theile in Fig. 3 die Abbildung eines ganz kurzen Armes mit, der, mit ähnlichen Vorkommnissen zusammengehalten, ein Bild von der allmäligen Entstehung und Verzweigung der Arme vorführt.

Die Arme sind, wie schon Stein bemerkte, Ausstülpungen des ...gigen Körpers. Sie sind demnach nicht direct vergleichbar mit den auch in andern Hinsichten verschiedenen Tentakeln der Acineten, die bekanntlich einer theilweisen Retraction in das Körperinnere fähig sind. Hingegen unterscheidet sich aber der feinere Bau des Plasmas der Armmasse sehr von dem des eigentlichen Leibes. Das erstere ist nämlich sehr characteristisch fein fibrillär, und nur im Basalstamm des Armbäumchens finden sich in spärlicher Menge Körner und Körnchen des Leibesplasmas. Man sieht häufig die feinen, meist etwas körnelig erscheinenden Fibrillen an den Verzweigungsstellen der Arme sich kreuzen und verfolgt sie bis gegen die Ursprungsstelle der eigentlichen Endzinken hin, welche letzteren dagegen den fibrillären Bau nicht mehr zeigen, sondern ziemlich homogen erscheinen (Fig. 1 u. 2). — An den Ursprungsstellen der Arme sieht man das Fibrillenbündel in den Leib des Thieres eintreten und vermag es auch noch eine Strecke weit in



Digitized by Google

demselben zu verfolgen, ohne dass es mir jedoch geglückt wäre, das eigentliche Verhalten der in den Leib eingetretenen Fibrillen festzustellen. Manchmal glaubte ich ziemlich deutlich zu sehen, dass die Fibrillen benachbarter Arme nach dem Eintritt in den Körper sich gegenseitig zustrebten und schliesslich zur Vereinigung kamen, jedoch liess sich Sicherheit in diesem Punct nicht erreichen. Es schien mir jedoch, als wenn die in den Leib eingetretenen Fibrillen ihren Lauf in den äussersten Leibesschichten nähmen.

Von Interesse ist nun der Bau der Endzinken der Arme. Die Masse derselben ist, wie gesagt, ziemlich homogen, nicht fibrillär. Von Gestalt scheinen sie bald ziemlich spitzig zulaufend, bald ist ihr Ende recht stumpf abgestutzt (Fig. 2). Einen Grund für dieses verschiedene Verhalten wüsste ich nicht anzugeben.

Bei näherer Besichtigung erkennt man an der äussersten Spitze der Endzinken zwei dunklere, knötchenartige Verdichtungen (Fig. 2), die wohl als die optischen Durchschnitte eines kleinen verdichteten Ringes auf der Spitze der Zinken aufgefasst werden müssen. Von diesen Knötchen aus sieht man zwei dunkle Linien entspringen, welche sich einander nähern und in der Mittellinie der Zinke nach abwärts bis gegen deren Ursprungsstelle hin zu verfolgen sind, wo sie sich den Blicken entziehen.

Die nächstliegende Deutung dieses eigenthümlichen Verhaltens der Endzinken der Arme scheint die zu sein, dass man auf ihrer Spitze eine Oeffnung vermuthet, welche in ein zartes Röhrchen innerhalb der Zinke sich fortsetzt. Hierfür spricht auch das Verhalten eines ganz kurzen stumpfen Aermchens, das ich einmal an einem sonst ganz armlosen Dendrocometes beobachtete; auf der Endspitze dieses Aermchens schien eine ziemlich ansehnliche Oeffnung zu liegen, die sich nach Innen in ein Röhrchen fortsetzte, welches sich gegen das Leibesinnere des Thieres weit zu öffnen schien. Möglicherweise sind jedoch auch die dunklen Linien in der Mitte der Endzinken Fortsetzungen der Armfibrillen, eine Auffassung, die wohl nicht in unbedingtem Widerspruch mit der zuerst geäusserten stände.

Die ausgesprochene Vermuthung von feinen Oeffnungen auf den Endzinken der Arme führt uns zu einer Betrachtung der Nahrungsaufnahme unseres Thierchens. Leider muss ich jedoch bekennen, dass ich irgend welche positive Angabe in dieser Richtung nicht zu machen vermag. Geformte Nahrung sah auch ich wie Stein niemals im Innern unserer Thiere, dagegen bemerkte ich bei den von mir gesehenen recht häufig ziemlich ansehnliche grüne Körner, vom Aussehen des Chlorophylls, in grösserer oder geringerer Menge zwischen den Körnern ihrer

Digitized by Google

Leibesmasse. Einmal traf ich neben solchen grünen Körnern auch viele dunkelbraunschwarze an. Ob diese Chlorophyllkörner (denn solche sind es doch wohl) ein Erzeugniss des Plasmas des Dendrocometes oder ob sie von aussen in denselben eingeführt worden sind, konnte ich nicht entscheiden, halte jedoch das erstere für das wahrscheinlichere.

Die Arme des Dendrocometes sind sicherlich keine zum Saugen eingerichteten Tentakel, wie die der übrigen Acineten, was auch schon STEIN erkannte, wogegen CLAPARÈDE und LACHMANN es für wahrscheinlich hielten, dass dieselben als Saugröhren benutzt würden [1]. Ich sah niemals, obgleich ich sehr viele Dendrocometen Revue passiren liess, dass dieselben irgend ein anderes Infusor ergriffen hätten, wie dies ja die Tentakel der übrigen Acineten bei der Nahrungsaufnahme thun. Auch spricht der feinere Bau der Dendrocometenarme entschieden gegen ihre Auffassung als Röhren zur Durchleitung aufgenommener Nahrung, wie sich denn auch solche Nahrungsstoffe am wenigsten in den Tentakeln nachweisen lassen, wo sie doch bei ihrem Durchpassiren der Beobachtung kaum entgehen dürften.

Zur Constatirung einer eventuellen Aufnahme von Nahrung durch den Dendrocometes in der Art anderer Acineten, habe ich auch mehrfach eine Art Fütterungsversuch angestellt. In dem Wasser, welches die Flohkrebse sammt den Dendrocometen bewohnten, wurde Carmin sehr fein vertheilt, doch gelang es nie, ein Körnchen Carmin im Innern eines Dendrocometes zu entdecken, trotzdem dass die übrige Infusorienbevölkerung des Wassers den Carmin sehr reichlich aufgenommen hatte.

Immerhin scheint es mir jedoch kaum anders denkbar zu sein, als dass die eigenthümlichen Arme des Dendrocometes zu der Ernährung dieses Organismus in Beziehung stehen, denn es ist nicht wohl eine andere Function derselben vorzustellen, und ohne sehr wesentliche Verrichtungen können doch diese so entwickelten Leibesfortsätze nicht sein. Es liesse sich vielleicht auch die Vermuthung aufstellen, dass die Dendrocometen nicht nur einfache Ansiedler auf den Kiemenblättern der Flohkrebse seien, sondern wirkliche Parasiten, die mittelst ihrer Arme sich von den Säften der Kiemenblätter nährten; dem spricht jedoch entgegen, dass diese Arme stets, von den Kiemenblättern abstehend, frei in das umgebende Wasser hinausragen. Ich muss daher vorerst noch eine bestimmte Entscheidung über die Nahrungsaufnahme des Dendrocometes und die Rolle, welche die Arme hierbei spielen, dahingestellt sein lassen. Die Annahme STEIN's, dass unsere Thiere sich durch Auf-

1) Études s. les infusoires. T. I, p. 890.

Digitized by Google

nahme flüssiger Stoffe mittelst ihrer Arme ernährten, scheint sehr plausibel, hätte jedoch erst dann einen wirklichen Halt, wenn man sich von der Natur dieser Stoffe eine Vorstellung machen könnte; ich wüsste jedoch wirklich in dieser Hinsicht nichts namhaft zu machen, wenn man nicht etwa annehmen wollte, dass die Dendrocometen sich in der Art pflanzlicher Organismen ernährten.

In der Nähe der basalen Peripherie des Dendrocometenleibes findet sich eine contractile Vacuole, die nach meinen Beobachtungen sehr regelmässig pulsirt, wogegen STEIN (l. c. p. 213) nur sehr unregelmässige Contractionen derselben beobachtet haben will. Diese contractile Vacuole zeigt nun hier noch ein sehr bemerkenswerthes Verhalten, indem nämlich ein besonderes feines Röhrchen mit ziemlich dichten dunklen Wänden vorhanden ist, welches von der Oberfläche des Körpers in der Gegend der Vacuole entspringt und eine ziemliche Strecke in das Innere des Leibes hinein sich erstreckt. An dem inneren Ende dieses Röhrchens bildet sich nun die contractile Vacuole nach jeder Contraction, indem eine verschiedene Anzahl kleiner Vacuolen entstehen, welche schliesslich zu einer zusammenfliessen. Die Peripherie der Vacuole fällt mit dem inneren Ende des Röhrchens zusammen. Bei der Contraction (oder besser Expulsion) der Vacuole nun zieht sie sich so zusammen, dass ihre Peripherie stets am inneren Ende des Röhrchens verbleibt und schliesslich ihr letzter Rest an diesem Röhrchenende verschwindet. Bei unseren Dendrocometes findet sich also schöner und deutlicher als dies meines Wissens bei ciliaten Infusorien bis jetzt gesehen worden ist, ein Ausführungsgang der contractilen Vacuole und die Art des Verschwindens der Vacuole lässt keine andere Deutung plausibel erscheinen, als dass die Vacuolenflüssigkeit durch das Röhrchen nach aussen tritt. Gegen einen Eintritt von Wasser bei der Neubildung der Vacuole spricht ihre Entstehung durch Zusammenfluss mehrerer, getrennt im Parenchym entstehender kleiner Tropfen. Dendrocometes paradoxus ist daher ein sehr geeignetes Object, um die immer noch nicht zu allgemeiner Anerkennung gelangte Ansicht, dass die Flüssigkeit der contractilen Vacuolen bei ihrer Entleerung nach Aussen getrieben werde, zu befestigen und als die allein richtige zu erweisen.

Ich wende mich nun zu einigen Bemerkungen über den Nucleus unseres Thieres, von welchem STEIN sehr eigenthümliche Erscheinungen beschrieben hat. Der Nucleus des Dendrocometes hat meist eine länglich ovale, zuweilen auch etwas eckige, seltener eine mehr abgerundete Gestalt. Eine Nucleusmembran ist deutlich erkennbar und die eigentliche Nucleusmasse entweder unregelmässig grobkörnig oder nicht selten mehr oder weniger deutlich grobkörnig-längsfaserig (Fig. 4 u. 5). Ein-

Digitized by Google

mal sah ich einen verhältnissmässig kleinen Kern von ziemlich runder Gestalt eigenthümlich maschig (Fig. 4). Von der merkwürdigen Bauweise, welche Stein am Nucleus des Dendrocometes beobachtet haben will: dass dieser nämlich sich aus zwei Theilen, einem körnigen und einem faserigen, zusammensetze, welche sich später in der Weise entwickelten, dass letzterer sich zum Schwärmsprössling umbilde, der erstere hingegen als Nucleus des Dendrocometes weiter fungire, habe ich nie etwas gesehen. Mit Carmin färbt sich der Kern recht lebhaft, und durch nachträgliche Behandlung mit Salzsäure-Glycerin kann man sehr hübsche Präparate erzielen, bei welchen allein der Kern gefärbt erscheint.

Von einem als Nucleolus (primärer Kern der ciliaten Infusorien) aufzufassenden Körper konnte ich nichts wahrnehmen.

Ueber die Fortpflanzungserscheinungen unseres Thieres konnte ich nun Folgendes ermitteln. Wie schon gesagt, liess sich von einer Zusammensetzung des Kernes aus zwei Abschnitten, wie dies Stein angiebt, nichts wahrnehmen. Es entwickelt sich daher auch nicht der Schwärmsprössling aus dem einen Abschnitt des Kernes, sondern, in derselben Weise wie bei andern Acineten, aus dem Plasma der Mutter, und nur sein Kern stammt von dem dieser letzteren ab.

Das genauere Studium der Entwicklung des Sprösslings ergiebt, dass derselbe sich in ähnlicher Weise wie der der Podophrya quadripartita hervorbildet, wenn es auch bei unserm Object nicht gelang, die allmälige Bildung desselben so vollständig zu verfolgen als bei der früher untersuchten Acinete.

Betrachten wir zunächst einen in der Bildung schon ziemlich weit fortgeschrittenen Sprössling innerhalb eines Dendrocometes, so finden wir unter der halbkugligen Oberfläche des in Fortpflanzung begriffenen Thieres eine, von oben betrachtet, ovale und sehr niedrige Höhle, deren Boden sich zu einem Theil der Oberfläche (der bewimperten Fläche) des künftigen Sprösslings entwickelt hat, indem sich nämlich in seiner Peripherie die Wimperreifen hervorgebildet haben (Fig. 6).

Betrachtet man diese Höhle im Profil, wozu sich nur selten Gelegenheit bietet, da man es nicht in seiner Gewalt hat, die Lage des auf dem Kiemenblatt festgewachsenen Dendrocometes zu verändern, so stellt sie sich als ein niedriger heller Spalt dar. Eine genauere Betrachtung dieser Höhle in der Flächenansicht lässt nun erkennen, dass dieselbe an einem der Pole ihres ovalen Umrisses durch eine kleine Oeffnung nach aussen mündet (Fig. 6 *g*). Von den Rändern dieser Oeffnung aus sieht man gewöhnlich eine dunkle Linie an der Decke der Höhle nach dem anderen Ende derselben hinlaufen, sie scheint von einer Art Kante in der Höhlendecke herzurühren, möglicher Weise könnte jedoch auch

Digitized by Google

hierin eine Fortsetzung der kleinen Oeffnung der Höhle vorliegen, ein feiner Spalt, dessen Ränder dicht zusammengepresst sind.

Ueber die Entstehung dieser Höhle liegen mir nur wenige Beobachtungen vor, welche jedoch die nach Analogie der Verhältnisse bei Podophrya quadripartita sich zunächst darbietende Ansicht: dass dieselbe sich durch Einsenkung von der Stelle ihrer Mündung aus bilde, annehmbar zu machen scheinen.

Bei einem Thier nämlich, das sich nahezu in der Profillage darbot, zeigt sich die Höhle sehr deutlich als ein schmaler Spalt, der von dem Mündungsloch an der Oberfläche ausging, jedoch noch nicht seine vollständige Ausdehnung erlangt zu haben schien. Auf dem Boden der Höhle war in diesem Fall noch nichts von Wimpern zu beobachten, auch zeigte der Kern noch keine Andeutung einer bevorstehenden Theilung. Leider gelang es nicht, dieses Thierchen am Leben zu erhalten.

Jedenfalls ist es bei Dendrocometes sehr schwierig, die erste Anlage der Höhle zu erkennen, während die Verhältnisse bei Podophrya quadripartita dieses sehr erleichtern. Ich kann es demnach vorerst nur als sehr wahrscheinlich hinstellen, dass sich die Knospenhöhle auch hier in derselben Weise wie bei der früher beschriebenen Acinete entwickle.

Wenn auf dem Boden der Höhle die Wimperreifen des Sprösslings in der beschriebenen Weise sich gebildet haben, bemerkt man auch eine für diesen bestimmte contractile Vacuole, die regelmässig auf der der alten Vacuole entgegengesetzten Seite der Sprösslingsanlage liegt, jedoch nicht innerhalb des von den Wimperreifen umschriebenen Raumes, sondern zum Theil noch hinausgerückt in das mütterliche Protoplasma. — Gleichzeitig ist dann meist auch der Kern in der Theilung begriffen, deutlicher faserig wie früher, und ein Fortsatz desselben ragt unter den Boden der Höhle, die Anlage des Sprösslings.

Es fiel mir auf, dass, obgleich ich eine ziemliche Zahl in der Fortpflanzung begriffener Dendrocometen auf diesem Stadium der Sprösslingsbildung sah, ich doch nie einen Sprössling innerhalb seiner Mutter zu Gesicht bekam, der sich von dem Mutterprotoplasma schon vollständig losgelöst hatte und sich frei in seiner Höhle rotirend bewegte, wie dies bei den endogenen Sprösslingen anderer Acineten der Fall ist; auch sah ich es, bei der Betrachtung von oben, um die angelegten Wimperreifen des Sprösslings nie zur Bildung einer Höhlung kommen, obgleich Stein eine den Sprössling im Innern seiner Mutter allseitig umschliessende Höhle gesehen haben will, die durch Verflüssigung des mütterlichen Protoplasmas in der Umgebung des Embryo entstanden sein sollte. Stein will zwar den Sprössling sich in seiner Höhlung hin und her schieben gesehen haben, jedoch ohne zu rotiren.

Digitized by Google

Als es mir nun aber einmal glückte, den Geburtsact des Sprösslings zu beobachten, so wurde mir das Auffallende meiner früheren Wahrnehmungen klar, und es zeigte sich, dass sich eben hier der Sprössling im Innern seiner Mutter gar nicht vollständig vom mütterlichen Protoplasma abschnürt. — Das in Fig. 6 abgebildete Thierchen zeigte nach einiger Zeit, im Verlauf welcher die Kerntheilung noch weitere Fortschritte gemacht hatte, plötzlich — ohne dass die Anlage des Embryos selbst eine Weiterbildung sichtbar hätte werden lassen — eine ziemlich energische Erhebung der Mündung der Knospungshöhle und gleichzeitig richtete sich auch der ganze Leib des Dendrocometes mehr in die Höhe, so dass die Mündung, die Geburtsöffnung, nun so ziemlich auf den Gipfel zu liegen kam. Alsdann sah man, durch die sich erweiternde und zweilippig erscheinende Oeffnung den wimpernden Boden der Höhle hervorquellen (Fig. 8). Als derselbe jedoch hervorgetreten war, zeigte sich nun, dass eine Abtrennung des mütterlichen Protoplasmas von dem des Sprösslings noch gar nicht stattgefunden hatte, sondern dass diese Abschnürung erst jetzt, nachdem der Boden der Knospenhöhle durch die Geburtsöffnung hervorgestülpt worden war, allmälig geschah. Bei diesem Hervorstülpungsprocess muss nun wohl, wie ja auch natürlich, die Geburtsöffnung ganz zu Grunde gehen, ich sah später nichts mehr von ihr.

Fig. 9 stellt uns also dieses Stadium vor; die hervorgestülpte Sprösslingsanlage hängt durch eine breite Verbindungsbrücke noch mit dem mütterlichen Plasma zusammen. Der lang ausgezogene Kern ist gleichfalls mit hervorgepresst worden, jedoch, noch nicht getheilt, verbindet er noch Mutter und Sprössling. Die schliessliche Trennung dieser letzteren ist nun ein äusserlich in der gewöhnlichen Weise verlaufender Theilungsprocess. Die Verbindungsbrücke wird mehr und mehr eingeschnürt, ebenso der Verbindungsfaden der beiden neuen Kerne, schliesslich verbindet Mutter und Sprössling noch ein feiner, lang ausgezogener Plasmafaden, bis der, an diesem Faden wie an einer Nabelschnur hin und her wackelnde Sprössling denselben schliesslich durchreisst und forteilt.

Leider ist es mir nun nur einmal geglückt das Hervortreten und die schliessliche Lösung des Sprösslings zu beobachten, obgleich ich mir viel Mühe gab, die Beobachtung zu wiederholen. Dennoch möchte ich kaum daran zweifeln, dass ich hier wirklich den normalen Process beobachtet habe, obgleich nach Stein der Sprössling sich schon im Innern der Mutter völlig ausbilden und nachher einfach durch Sprengung der Wände an einer Stelle hervorbrechen soll. Stein hat wohl das Hervorbrechen des Sprösslings gesehen, jedoch die genauen Vor-

Digitized by Google

gänge hierbei nicht erkannt, weshalb er zu dem Schlusse kam, dass derselbe nur einfach hindurchbreche. Immerhin deutet die Bemerkung Stein's, »dass er (der Sprössling) sich aber nur sehr langsam aus der Oeffnung hervorarbeite«, darauf hin, dass er den Hervorstülpungsprocess gesehen, jedoch nicht richtig erkannt hat.

Nach meiner Beobachtung ist demnach der Vorgang der Knospung bei Dendrocometes paradoxus aufzufassen, als eine innerliche Knospenbildung nach Art der Podophrya quadripartita, wobei es jedoch nicht zur völligen Ausbildung der inneren Knospe kommt, sondern dieselbe noch vor ihrer gänzlichen Abschnürung durch Hervorstülpung aus der Mündung der Knospenhöhle zu einer äusseren wird und dann erst die vollständige Abschnürung von ihrer Mutter erleidet.

Es scheint, dass auch bei Dendrocometes die Production von Sprösslingen an keine bestimmte Reife oder Grösse des Mutterthieres geknüpft ist. Ebenso geschieht dieselbe, wie gleichfalls Stein schon bemerkt hat, auch bei ganz armlosen Individuen, wie sie zuweilen vorkommen.

Einen derartigen Fall, welchen ich beobachtet habe, muss ich noch erwähnen, wiewohl es sich bei demselben vielleicht gar nicht um eine eigentliche Sprösslingsbildung handelt. Ich traf einen kleinen Dendrocometes ganz ohne Arme, der von oben betrachtet eine sehr deutliche grosse, wimpernde Sprösslingsanlage zeigte; ich beobachtete dieses Thier nun anhaltend, um eben das Austreten des Sprösslings zu Gesicht zu bekommen. Leider hatte ich jedoch gerade den entscheidenden Moment verpasst, denn als ich nach langem Beobachten einige Zeit hinwegsah, hatte sich die Katastrophe vollzogen. Ich fand nun eigenthümlicher Weise gar kein Mutterthier mehr vor, sondern nur noch dessen Basalplatte, daneben aber bewegte sich matt ein Sprössling von fast derselben Grösse wie die ehemalige Mutter. In der Mitte der Basalplatte gewahrte man noch eine kleine verschrumpfte Masse, welche durch einen kurzen Fortsatz mit dem einen Ende des Sprösslings zusammenhing. Wie ist nun dieser eigenthümliche Fall aufzufassen? Ich kann mir nur vorstellen, dass fast die ganze Leibesmasse des Mutterthieres zu dem Sprössling geworden ist und nur ein geringer oben beschriebener Rest der Mutter, gewissermassen deren abgestreifte alte Haut, zurückblieb. Wir hätten es also in diesem Fall nicht mehr mit einer Sprösslingsbildung, sondern mit einer Art Häutung des Dendrocometes zu thun.

Was nun den Bau des Sprösslings betrifft, so habe ich der Beschreibung, welche Stein von demselben gegeben, nur wenig zuzufügen und verweise auf die beiden Abbildungen (Fig. 11 u. 12), die ich von

Digitized by Google

demselben entworfen habe. Leider habe ich denselben auch nicht eingehend genug untersucht, was ich um so mehr bedaure, als eine Eigenthümlichkeit dieses Sprösslings durch die Betrachtungen R. Hertwig's [1]) über das eventuelle Vorkommen eines Cytostoms bei den Schwärmsprösslingen der Acineten eine besondere Bedeutung erlangt hat. Auf der flachen Seite der Sprösslinge (Fig. 11) zeigt sich nämlich innerhalb der Wimperreifen eine bogenförmige Furche, die bis hinter die contractile Vacuole zu verfolgen ist. Stein schildert diese Einrichtung als einen breiten Spalt, der jedoch der Verengerung und Erweiterung fähig wäre. Ich sah dagegen nur eine Furche, ähnlich wie diejenigen, in welche die Wimpern eingepflanzt sind. Ohne mich bei der geringen Ausdehnung meiner Untersuchungen über den feineren Bau der Sprösslinge hinsichtlich dieser Einrichtung bestimmter aussprechen zu können, muss ich es doch mit Stein hervorheben, dass dieselbe sicherlich mit einer Mundöffnung nicht in Zusammenhang steht.

Die contractile Vacuole lässt auch bei dem Sprössling sehr deutlich das ausführende Röhrchen erkennen, und dieses öffnet sich auf der abgeflachten Seite in einer der Wimperfurchen nach aussen. Aus dieser Lage der Ausführungsöffnung der contractilen Vacuole dürfte sich wohl der Schluss ziehen lassen, dass der Sprössling sich mit seiner hervorgewölbten Seite späterhin festsetzt, da am erwachsenen Thier die Oeffnung der contractilen Vacuole auf der Oberseite nicht weit über dem basalen Rande liegt. Es wäre dann nicht ohne Interesse, dass, wie die Oberfläche des festgewachsenen Dendrocometes die ursprünglich bewimperte Seite war, so auch die entsprechende Fläche des Sprösslings sich in derselben Lagerung hervorbildet.

---

## 2. Bemerkungen über die Knospung von Spirochona gemmipara Stein.

Ausser dem merkwürdigen Dendrocometes paradoxus dienen bekanntlich die Kiemenblätter der Flohkrebse auch dem eigenthümlichen vorticellenartigen Thier, der Spirochona gemmipara, zum Wohnsitz. Natürlich schenkte ich diesem seltsamen Thierchen auch einige Aufmerksamkeit, um so mehr, als dasselbe nach Stein das einzige Infusor ist, welches die Knospung als normale Fortpflanzungsart zeigt. Bekanntlich hat neuerdings Engelmann [2]) einen Knospungsprocess bei Vorticella microstoma entdeckt und gezeigt, dass dieser Fortpflanzungsact

1) R. Hertwig, Ueber Podophrya gemmipara, in Gegenbaur's Morphol. Jahrbüchern. Bd. I. p. 20—82.

2) Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morphol. Jahrbuch. Bd I. p. 578.

Digitized by Google

nichts weiter als eine gewöhnliche Theilung ist, bei welcher der eine Theilsprössling von dem andern in der Grösse sehr differirt. Auch ich habe gleichzeitig Aehnliches bei Vorticella Campanula beobachtet, wo ich fand, dass zuweilen der eine Theilsprössling nur $^1/_4$—$^1/_3$ des Volumens des andern besass[1]).

Nach STEIN sollte jedoch bei der normalen Fortpflanzungsweise der Spirochona gemmipara durch Knospenbildung der Nucleus der Knospe sich neu bilden, unabhängig von dem des knospenden Individuums. — Schon ENGELMANN bemerkt (l. c. p. 581 Anm.), dass die Knospung bei Spirochona höchst wahrscheinlich in derselben Weise vor sich gehe, wie die von ihm bei Vorticella microstoma und Convallaria beobachtete, vermuthet jedoch auch, dass vielleicht viele der von STEIN gesehenen Knospen Mikrogonidien gewesen seien, die sich in Conjugation befunden hätten.

Letzteres ist nun nicht der Fall, sondern die normale Fortpflanzungsweise der Spirochona gemmipara ist eben, wie STEIN schon gefunden hatte, nicht die Längstheilung, sondern die Knospung. Ich habe nun den Knospungsvorgang dieses interessanten Thierchens keineswegs vollständig studirt, sondern mich damit begnügt, festzustellen, dass auch bei diesem Knospungsprocess der Nucleus der Knospe sich keineswegs neubildet, sondern aus der Theilung des Kernes des sich fortpflanzenden Thieres hervorgeht. Die Abbildung Fig. 13 wird in dieser Hinsicht jeden Zweifel zerstreuen. Ich mache noch darauf aufmerksam, dass auch bei diesem Infusor der in Theilung begriffene Nucleus die von mir schon mehrfach beschriebene faserige Structur zeigt, jedoch mit der Eigenthümlichkeit, welche auch in Fig. 13 wiedergegeben ist, dass die Enden des sich theilenden Kernes eine homogene und hellere Beschaffenheit besitzen. Es steht dieses Verhalten wohl mit dem Bau des Nucleus der reifen Knospe in Zusammenhang, wo sich nämlich (Fig. 14), ähnlich wie bei Stylonochia etc., eine spaltförmige quere Höhle im Nucleus zeigt, die sich wohl zwischen jenen beiden in der Structur verschiedenen Abtheilungen des sich theilenden Nucleus, der faserigen und der homogenen ausbildet.

Den Bau des reifen Knospensprösslings der Spirochona finde ich etwas anders wie STEIN, namentlich die Bewimperung. Man vergleiche die Abbildung Fig. 14 und die zugehörige Beschreibung.

Im Anschluss an die Fortpflanzung der Vorticellen durch Knospung muss ich einer Mittheilung GREEFF's gedenken[2]), welcher gleichfalls bei

1) BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. p. 129.

2) GREEFF, Ueber eine wahrscheinliche Vermehrung der Vorticellen durch

Digitized by Google

Vorticellen eine wahrscheinliche Vermehrung durch Knospen sehr eigenthümlicher Natur beobachtet haben will. Er fand nämlich an Wasserlinsen Vorticellen, die der Vorticella Convallaria Ehrbg. sehr nahe standen, jedoch äusserlich mit Querreihen kleiner glänzender Knöpfchen besetzt waren. Er bemerkte, dass diese Knöpfchen zuweilen abfielen, konnte jedoch das weitere Schicksal derselben nicht verfolgen, glaubt aber, dass sie im mütterlichen Körper gebildete und nach aussen abgeschnürte, knospenartige Keime seien.

Greeff ist nicht der erste, welcher diese mit Knöpfchen besetzte Vorticelle gesehen hat; schon im Jahre 1870 wurde eine solche von J. G. Tatem[1]) als var. monilata der Vorticella Convallaria Ehrenberg's beschrieben. Er glaubte, dass die Querreihen von Perlen der gewöhnlichen Querstreifung von Vorticella Convallaria entsprechen. Neuerdings wurde dann wahrscheinlich dieselbe Vorticelle von Fromentel als Vorticella margaritata wiederum sehr mangelhaft beschrieben und abgebildet[2]). Ich habe dieses Infusor gleichfalls mehrfach beobachtet und kann auch die Greeff'sche Beobachtung bestätigen, dass die grösseren Knöpfchen eine dunklere centrale Verdichtung enthalten. Was die Ablösung dieser Knöpfchen betrifft, die meiner Beobachtung nach einen hautartigen, ziemlich dicken Ueberzug über der Cuticula der Vorticelle bilden, so fand ich, dass, wenn man einen gelinden Druck auf das Thier ausübt, diese Haut sammt den Knöpfen sich ablöst und, wie es scheint, durch Auflösung rasch verschwindet. Darunter kommt nun die sehr fein geringelte Cuticula des Thierchens zum Vorschein. Zur Vermuthung, dass die Knöpfchen knospenartige Keime seien, fand ich gar keinen Anhaltspunct und kann dies um so weniger für richtig halten, als ich knospenförmige Conjugationszustände von solchen mit Knöpfchen besetzten Vorticellen mehrfach beobachtet habe.

Dass wir es hier mit einer besonderen Art zu thun haben, die wohl nach der ersten Bezeichnung von Tatem Vorticella monilata genannt werden dürfte, scheint mir nicht fraglich, da dies Thier sich auch durch den Besitz zweier contractiler Vacuolen auszeichnet, wie ich weiter unten noch näher ausführen werde.

Knospung. Sitzungsber. der Ges. zur Beförder. der gesammten Naturwissensch. zu Marburg. 1873. Nr. 3. p. 21.

1) J. G. Tatem, A contribution to the Teratology of the Infusoria. Monthly microscop. journ. T. II. p. 194—195. T. 47, Fig. 4.

2) E. de Fromentel, Études sur les microzoaires. p. 235. T. VII, Fig. 15 u. 16.

Digitized by Google

### 3. Einige Bemerkungen über die contractilen Vacuolen der Acineta mystacina und einiger Vorticellen.

Im Anschluss an die Beobachtung eines sehr deutlichen Ausführungsröhrchens der contractilen Vacuole bei Dendrocometes paradoxus, erlaube ich mir hier noch einiger gelegentlicher Beobachtungen bei anderen Infusorien zu gedenken, welche sich auf die contractile Vacuole und deren Function beziehen.

Bekanntlich kennt man schon seit langer Zeit bei einer nicht geringen Anzahl Infusorien eine feine und constante Oeffnung im Ectoplasma über der contractilen Vacuole. Die erste hierher gehörige Beobachtung machte O. Schmidt 1849; später haben Stein, Leydig, Carter und Andere Aehnliches mitgetheilt. Ich selbst habe diese Oeffnungen beobachtet bei Cyrtostomum leucas, Nassula (Acidophorus Stein) ornata und Paramaecium Aurelia.

Bei einigen Infusorien (Bursaria flava und Ophryoglena acuminata) fand Stein auch statt einer Oeffnung mehrere sehr feine lichte Puncte über der contractilen Vacuole und hält dieselben für verdünnte Stellen, durch welche der Inhalt der Vacuole bei der Contraction nach aussen tritt und die sich später wieder schliessen[1]).

Ein ganz ähnliches Verhalten bemerkte ich nun auch bei der Acineta mystacina Ehrbg. Hier fand ich bei der Betrachtung der contractilen Vacuole von der Fläche über derselben eine verschiedene Zahl solcher lichter, hell leuchtender Kreischen (Fig. 17 u. 18) in einer geraden Linie neben einander geordnet. Dass nun diese Kreischen wirklich Austrittsstellen für den Inhalt der Vacuole sind, scheint mir aus dem Verhalten der letzteren bei der Contraction hervorzugehen; sie contrahirt sich nämlich hierbei nicht allseitig gleichmässig, so dass ihre Gestalt kreisförmig bleibt, sondern in einer Weise, die am besten aus der Fig. 18 zu ersehen ist, wo die punctirte Linie den Umkreis der schon fast völlig contrahirten (oder expulsirten) Vacuole andeutet, der gewissermassen an den Oeffnungen anklebt.

Einen weiteren Beweis für die wirkliche Expulsion der Vacuolenflüssigkeit glaube ich in dem mehrfach beobachteten Verhalten der im Profil gesehenen, dicht unter der Oberfläche des Acinetenkörpers gelegenen Vacuole (Fig. 15) zu finden.

Contrahirte sich diese Vacuole in der bekannten Weise, dass sie nämlich von innen her nach aussen immer mehr zusammensank, so entstand regelmässig zwischen der Wand des Gehäuses der Acinete, welcher die Leibesmasse vor der Contraction dicht anlag, und dem Leib

1) Vergl. Stein, Organismus. Bd. I. p. 87 u. 88.

Digitized by Google

eine Flüssigkeitsansammlung, welche den Acinetenkörper, da wo die Vacuole sich contrahirte, dellenartig eindrückte. Bei allseitiger Ueberlegung dieser Erscheinung und der Bedingungen, unter welchen sie zu Stande kommt, kann ich sie nur so deuten, dass die aus der Vacuole ausgetriebene Flüssigkeit zwischen dem, in diesem Fall dem Acinetengehäuse dicht anliegenden Leib und der Gehäusewand nicht rasch genug ausweichen kann, sich daher staut und dadurch die dellenartige Einbuchtung hervorruft, die dann allmälig wieder ausgeglichen wird.

Zum Schluss möchte ich noch gewisser mit der contractilen Vacuole der Vorticellen in Verbindung stehender Eigenthümlichkeiten gedenken, welche mir bei Gelegenheit anderer Untersuchungen auffielen.

Bekanntlich haben schon O. Schmidt[1]) und Carter[2]) vor längerer Zeit nachzuweisen versucht, dass die Vacuole der Vorticellen bei ihrer Systole nach aussen entleert würde, und zwar hier nicht direct nach aussen, sondern in das sogenannte Vestibulum. — Stein[3]), der sich ursprünglich ablehnend gegen eine Ausmündung des contractilen Behälters in das Vestibulum verhalten hatte, stimmte später jedoch[4]) dieser Auffassung zu, indem er bei kuglig contrahirten Vorticellen häufig eine Anschwellung des Vorhofes bei der Systole beobachtet hatte. — Von einer solchen Anschwellung des Vestibulums während der Systole habe ich mich bei Vorticella microstoma sehr deutlich überzeugt und auch einmal gesehen, dass feine im Vestibulum enthaltene Körnchen bei der Contraction der Vacuole aus derselben heftig hinausgeschleudert wurden.

Bei einer Anzahl von Vorticellen findet jedoch nach meinen Erfahrungen keine directe Einmündung der Vacuole in das Vestibulum statt, sondern es ergiesst sich die Vacuolenflüssigkeit in einen Raum von eigenthümlicher Beschaffenheit, der zwischen die Vacuole und das Vestibulum, dicht an letzteres eingelagert ist. Dieser Raum (Fig. 19—21 *r*) ist zuerst von Greeff[5]) bei Carchesium polypinum beschrieben worden, ohne dass er jedoch die Bedeutung desselben erkannt hätte. Von Gestalt ist er meist unregelmässig rundlich, jedoch nicht selten auch von sehr unregelmässigen Umrissen. Seine feinere Structur ist eigenthümlich schwammig, d. h. es scheint ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohl-

1) O. Schmidt, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.

2) Carter, On the organisation of the Infusoria of the Island of Bombay. Ann. and magaz. of nat. hist. II. ser. T. XVIII.

3) Stein, Die Infusionsthiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht.

4) Stein, Der Organismus der Infusionsthiere. Bd. I. p. 91.

5) Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Naturgeschichte. 1871 Bd. I, p. 206.

Digitized by Google

raum zu sein, der von einer aus verdichtetem Plasma gebildeten Haut umschlossen und dessen Inneres von einem unregelmässigen schwammigen Netzwerk von Plasmafäden durchzogen wird. Ich fand einen solchen Raum, welchen ich das Reservoir nennen will, bei Carchesium polypinum, Vorticella nebulifera,[1]) monilata, citrina Ehrbg. und einer nicht näher bestimmten kleinen Vorticelle vom Habitus des Carchesium polypinum. — Dagegen fehlt er entschieden bei Vorticella microstoma, Epistylis plicatilis, flavicans und Opercularia articulata. Dieses Reservoir öffnet sich nun sicherlich in das Vestibulum und zwar habe ich eine ganz directe Communication desselben mit diesem Raum gesehen bei Vorticella citrina und der letztgenannten kleinen Vorticelle (Fig. 19).

Bei sämmtlichen mit diesem Reservoir versehenen Vorticellen habe ich nämlich sehr deutlich beobachtet, dass bei jeder Systole das Reservoir plötzlich anschwillt und hierauf wieder sehr allmälig zu seinem früheren Umfang herabsinkt, ohne Zweifel dadurch, dass die von ihm aufgenommene Vacuolenflüssigkeit nur allmälig in den Vorhof abgeführt wird. — Bei Vorticella citrina scheint dieses Reservoir nur ein während der Diastole sehr kleiner zusammengeschrumpfter Anhang des Vestibulums zu sein, der bei jeder Systole sich erweitert. Bei der oben schon wärehnten Vorticella monilata (Fig. 20) fanden sich regelmässig neben dem Reservoir zwei contractile Vacuolen, welche sich abwechselnd contrahirten und ihren Inhalt in das Reservoir ergossen.

Wenn ich nun auch durch diese Beobachtungen im Allgemeinen das Wesen dieser Einrichtung angegeben zu haben glaube, so bin ich doch nicht in der Lage, über die eigentliche Bedeutung dieses Reservoirs Aufschlüsse geben zu können, ob dasselbe nämlich nur eine rein mechanische Bedeutung für den Austritt der Vacuolenflüssigkeit besitzt, indem es diesen Austritt verlangsamt und regulirt, oder ob ihm eventuell vielleicht noch eine besondere Function, z. B. die Ausscheidung gewisser Stoffe, zukomme, die mit der Vacuolenflüssigkeit aus dem Vorticellenkörper entfernt würden.

Anschliessend möchte ich nun noch einige Gedanken über das Spiel der contractilen Vacuolen bei den Infusorien, wenigstens der der einfachen Art, mittheilen.

Ich halte nämlich die Systole der Vacuole nicht für einen activen Contractionsvorgang des umgebenden Protoplasmas, sondern für ein Phänomen, das auf den Druck, die Spannung zurückzuführen ist, welche

1) Die Angaben von Everts (diese Zeitschrift Bd. XXIV, p. 600) über die contractile Vacuole von Vorticella nebulifera sind ganz mangelhaft. Er hält ihre Zahl und Lage für schwankend.

Digitized by Google

ohne Zweifel im Körper des Infusors existirt. Nach der Entleerung der Vacuole durch eine vorgebildete Oeffnung oder durch mehrere solcher Oeffnungen, werden diese durch eine Plasmahaut wieder geschlossen, während die Ausscheidung von Flüssigkeit an der Stelle der Vacuole fortschreitet; es bilden sich mehrere kleine Vacuolen, die bei ihrem Wachsthum passiv, wenn die sie trennenden Wände einen bestimmten Grad von Dünne erreicht haben, zusammenfliessen. Die mehr und mehr anwachsende Vacuole übt einen Druck auf das umgebende Protoplasma aus, dem dieses das Gleichgewicht durch eine Zunahme seiner Spannung hält. Je mehr die Vacuole anwächst, desto mehr verdünnt sie auch die Plasmahaut, welche den Porus der Vacuole gegen das umgebende Wasser abschliesst. Bei einer gewissen minimalen Dünne reisst dieses Häutchen schliesslich ein und es tritt an dieser Stelle eine Communication der Vacuolenflüssigkeit mit dem umgebenden Wasser ein. Da nun an dieser Communicationsstelle dem Druck des Plasma's auf die Vacuole kein Gegengewicht mehr geleistet wird, so muss die Vacuole sich durch diese Oeffnung nach aussen entleeren, ohne dass hierzu eine besondere Contractionserscheinung des Plasma's und ein besonderer Reiz, der eine solche auslöse, nöthig wäre. — Ob sich das Verhalten der Vacuole bei den Infusorien mit zuleitenden Gefässen in ähnlicher Weise erklären lasse, muss eine erneute Untersuchung dieser Einrichtungen ergeben, der ich bei nächster Gelegenheit meine Aufmerksamkeit zuzuwenden gedenke.

Carlsruhe, 2. October 1876.

---



Digitized by Google

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. VI.

Buchstabenbezeichnung zu Fig. 1—12:

*a*, Arm des Dendrocometes.
*n*, Nucleus (*n'*, derselbe beim Sprössling).
*vc*, contractile Vacuole (*vc'*, dieselbe beim Sprössling).
*g*, Geburtsöffnung.
*k*, Knospenhöhle.
*x*, Ausführungsröhrchen der contractilen Vacuole.
*pl*, Basalscheibe des Dendrocometes.

Fig. 1. Ein Dendrocometes paradoxus Stein auf dem Rande eines Kiemenblattes von Gammarus pulex aufsitzend.

Fig. 2. Endzinken eines Armzweiges stärker vergrössert, mit besonders stumpfen Enden der Zinken.

Fig. 3. Ein sehr kurzes unregelmässig eingeschlitztes Aermchen, im Hervorwachsen begriffen.

Fig. 4. Kern eines Dendrocometes von eigenthümlich reticulärer Beschaffenheit.

Fig. 5. Dendrocometes mit Anlage der Geburtsöffnung (*g*) und Knospenhöhle (*k*).

Fig. 6. Dendrocometes mit Anlage des Sprösslings und in Theilung begriffenem Nucleus. Die Arme sind nicht gezeichnet.

Fig. 7. Dasselbe Thier etwa 1½ Stunden später, die Theilung des Nucleus ist weiter fortgeschritten, die Geburtsöffnung hat sich erhoben und die Anlage des Sprösslings schickt sich zum Austritt an.

Fig. 8. Die noch mehr erweiterte Geburtsöffnung mit der im Hervorquellen begriffenen Anlage des Sprösslings.

Fig. 9. Die Sprösslingsanlage ist vollständig hervorgequollen und stellt nun eine äussere Knospe dar, die im Begriff steht sich vollständig abzulösen.

Fig. 10. Der Sprössling kurz vor seiner völligen Lösung vom Mutterthier, an welches er nur noch durch einen dünnen Faden befestigt ist.

Fig. 11. Ein Sprössling von oben betrachtet, man sieht die Wimperreifen der Bauchseite hindurch.

Fig. 12. Derselbe von der Seite gesehen.

Fig. 13. Spirochona gemmipara Stein, mit einer Knospe und in Theilung begriffenem Nucleus. Die schraubenförmige Peristommembran ist nach einer flüchtigen Skizze gezeichnet, so dass ich deren Richtigkeit nicht völlig verbürgen kann.

Fig. 14. Ein völlig ausgebildeter Knospensprössling der Spirochona gemmipara; derselbe war jedoch noch an der Mutter befestigt. *c*, wahrscheinlich Mundöffnung. Die Wimpern umgeben diese Mundöffnung, steigen in der rechten Falte empor und umlaufen kreisförmig die Hervorwölbung am Vorderrande, um schliesslich da aufzuhören, wo die linke Falte nach hinten umbiegt.

Fig. 15. Ein kleiner Theil des Leibesrandes einer Acineta mystacina Ehbg. mit der contractilen Vacuole kurz vor Beginn der Systole. *g*, optischer Durchschnitt der Gehäusewand.

Digitized by Google

Fig. 16. Dasselbe, die contractile Vacuole gegen Ende der Systole.

Fig. 17 u. 18. Zwei contractile Vacuolen von Acineta mystacina. Man sieht die lichten Poren derselben. In Fig. 18 ist durch die punctirte Linie der Umriss der Vacuole im Endstadium der Systole angedeutet.

Fig. 19. Vestibulum (*v*) und Oesophagus (*oe*) einer kleinen Vorticelle. *r*, Reservoir, das hier in directer Communication mit dem Vestibulum steht. *vc*, die in der Systole begriffene Vacuole, von einem Kranz neu entstandener kleiner Vacuolen umgeben.

Fig 20. Vestibulum (*v*) und Oesophagus (*oe*) von Vorticella monilata, Tatem; *r*, Reservoir mit zwei contractilen Vacuolen (*vc*).

Fig. 21. Vestibulum und Oesophagus von Vorticella nebulifera. *r*, Reservoir und *vc*, contractile Vacuole. *p*, Peristomrand; *b*, die sogenannte grosse Borste oder Geissel, die im Vestibulum eingepflanzt ist, nach meinen Beobachtungen jedoch keine Borste ist, sondern der freie Rand einer im Vestibulum hinablaufenden feingestreiften und undulirenden Membran (ebenso bei Carchesium polypinum). Gegenüber den irrigen Angaben Evert's[1]) muss ich wieder auf die schon von Lachmann[2]) richtig dargestellte Bewimperung des Vestibulums hinweisen. Es setzt sich nämlich die adorale Wimperspirale in das Vestibulum spiralig fort und es sind nicht, wie dies Everts darstellt, das Vestibulum und der Oesophagus mit einem gleichmässigen Wimperkleid versehen. Auf Fig. 21 sieht man diese Wimperspirale (vielleicht auch undulirende Membranen) gewissermassen im optischen Durchschnitt und überzeugt sich auch, dass es die beiden Wimperzonen der adoralen Spirale sind, die sich in das Vestibulum fortsetzen. (Von der Thatsache, dass bei den Vorticellen im Allgemeinen die adorale Wimperspirale aus zwei dicht über einander eingepflanzten Wimperzonen besteht, wie dies Lachmann zuerst zeigte, findet sich bei Everts gleichfalls keine Erwähnung, weder im Text noch in den Abbildungen. Seine Fig. 1, Taf. XXX ist auch darin ganz verfehlt, dass die Wimpern der als einfache Wimperzone gezeichneten adoralen Wimperspirale in sehr beträchtlichen Zwischenräumen von einander stehen, während sie in der That in ihrer basalen Hälfte so dicht nebeneinander stehen, dass mir die von Busch für Trichodina[3]) ausgesprochene Ansicht, dass man es hier gar nicht mit isolirten Wimpern, sondern mit einer undulirenden Membran zu thun habe, für diese basale Hälfte häufig sehr plausibel erschien, obgleich ich über diesen Punct nicht völlig sicher wurde.

1) Diese Zeitschrift Bd. XXIV.
2) Müller's Archiv. 1856. p. 340—398.
3) Müller's Archiv 1855.



Digitized by Google

# Ueber die geschlechtliche Entwicklung der Urodelenlarven.

Von

**C. v. Siebold.**

Bekanntlich hat Filippo de Filippi vor mehreren Jahren eine höchst interessante Beobachtung gemacht, welche sich auf die frühe geschlechtliche Entwicklung des Triton alpestris bezieht; Fillippi[1]) konnte nämlich an fünfzig sehr gross herangewachsenen Larven dieser Triton-species, deren Kiemen noch unverändert ausgebildet geblieben waren, ganz deutlich die inneren und äusseren Geschlechtswerkzeuge unterscheiden, ja, dieselben gaben sich sogar bis zur völligen Geschlechtsreife entwickelt zu erkennen, so dass die Ovarien der weiblichen Larven durch die verhältnissmässig gross ausgewachsenen Eier bereits ein traubenförmiges Ansehen erhalten hatten und in den Hoden und Samenleitern der männlichen Larven die characteristischen Samenfäden mit ihrer undulirenden Membran erkannt werden konnten. In Folge dieser interessanten Beobachtung nahm Leydig[2]) die Gelegenheit wahr, auf eine ähnliche Beobachtung von verfrühter Geschlechtsreife aufmerksam zu machen, welche von Schreibers[3]) mitgetheilt worden ist und sich auf Triton taeniatus bezog. Eine spätere durch Jullien[4]) bekannt gemachte Beobachtung von verfrühter geschlechtlicher Entwicklung, welche derselbe an acht Larven von Triton punctatus wahrgenommen hat, kann nur als vorläufige Mittheilung angesehen werden, da derselbe

1) Vergleiche dessen Mittheilungen in dem: Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia. Vol. I. Genova 1861. p. 206, Sulla larva del Triton alpestris.

2) Vergl. dessen Abhandlung: Ueber die Molche der württembergischen Fauna, in Wiegmann's Archiv 1867. I. p. 207.

3) Vergl. Schreiber's: Ueber die Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders, in der Isis. 1833. p. 528.

4) S. Comptes Rendus. Tom. 68. 1869. p. 938.

Digitized by Google

sich vorbehalten, seine Beobachtungen als ausführliche Abhandlung mit Abbildungen demnächst bekannt zu machen. Dennoch dürfte dieses neue Beispiel den Beweis liefern, dass die Tritonenarten ganz besonders zu Axolotlbildungen geneigt sind. Wichtig wäre es jedenfalls, wenn Herr JULLIEN seiner Zeit angeben würde, welche Grösse jene acht von ihm eingefangenen Tritonenlarven erreicht hatten, und ob diese acht Larven überhaupt die einzigen Larven von Triton punctatus waren, welche ihm an dem erwähnten Fundorte vorgekommen sind.

Diese Beobachtungen haben in letzter Zeit ganz besonders an Interesse gewonnen, seitdem DUMÉRIL die mit dem Axolotl so glücklich ausgefallenen Versuche angestellt hatte, aus den Jungen dieser riesigen Urodelenlarve kiemenlose vollkommene Landsalamander zu erziehen. Diese Züchtungsversuche, welche als Resultat bekanntlich ein Amblystoma lieferten, wurden von verschiedenen Seiten mit Erfolg wiederholt, wobei nicht unterlassen wurde, immer wieder die von FILIPPI beobachteten geschlechtlich entwickelten Larven des Triton alpestris zur Sprache zu bringen und mit dem Axolotl zu vergleichen. Unter diesen verschiedenen Besprechungen verdient wohl jenes sachgemässe Raisonnement die grösste Beachtung, mit welchem WEISMANN [1]) sich sehr eingehend über die verschiedenen atmosphärischen und physikalischen Verhältnisse ausgelassen hat, unter deren Einfluss die Bildung des Siredon mexicanus zu Stande gekommen sein mochte. Aber um so mehr erscheint es mir auch sehr wichtig, die verschiedenen Beweismittel, welche die Existenz gewisser die Unveränderlichkeit der Species modificirenden äusseren Einflüsse begründen sollen, möglichst scharf hinzustellen, damit bei ihrer näheren Prüfung dieselben auch wirklich Stich halten. Ist dieses wichtige Erforderniss aber durchgängig bei dem vorliegenden Falle im Auge behalten worden? Ich muss diese Frage verneinend beantworten und zur Rechtfertigung meines Ausspruchs auf folgendes höchst auffallende Versehen aufmerksam machen, welches bisher unbemerkt geblieben ist. Es hat sich nämlich bei dem Citiren der oben erwähnten interessanten Mittheilung FILIPPI's ein Missverständniss eingeschlichen, welches von verschiedenen Zoologen wiederholt worden ist, wahrscheinlich aus dem Grunde, weil sich dieselben an die in DUMÉRIL's Abhandlungen sich vorfindende französische Uebersetzung und nicht an das von FILIPPI in italienischer Sprache geschriebene Original gehalten haben.

Bei Würdigung der Beobachtung FILIPPI's aus dem Jahre 1861, auf

1) S. dessen Abhandlung in dieser Zeitschrift Bd. XXV. Suppl. 1875. p. 297. Ueber die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma.

Digitized by Google

welche zuerst Duméril [1]) im Jahre 1865 als auf einen höchst wichtigen biologischen Beitrag die Aufmerksamkeit der Zoologen gerichtet hat, wird jedem Zoologen die genaue Angabe des Aufenthaltsortes, sowie die Zeitangabe des Auffindens jener Tritonenlarven, welche sich verfrüht bis zur Geschlechtsreife entwickelt haben, von grosser Bedeutung sein müssen. In dieser Beziehung befriedigen die Mittheilungen Filippi's vollständig. Derselbe bezeichnete mit deutlichen Worten den Aufenthaltsort sowie die Zeit des Fundes hinreichend genau, wie aus seinem eigenen Bericht hervorgeht, den ich aus besonderen Rücksichten im Original hier folgen lasse.

Filippi sagt in seinem oben angeführten Aufsatz [2]) über Triton alpestris Folgendes: »Un caso particolare ci presenta il Triton alpestris, che io ho potuto osservare la scorsa estate nella valle Formazza«. Derselbe fährt dann fort: »Presso Andermatten; e precisamente nel luogo segnato Puneigen nella carta dello Stato Maggioregenerale, si trova, come in un circo aperto verso mezzogiorno, una piccola palude, e nel mezzo a questa uno stagno. I raggi del sole ripercossi dai circostanti dirupi, e la profondità stessa del piccolo bacino, scaldano la vita in quelle acque, e la popolano di una numerosa famiglia di erbe palustri e di animaleti, cui la posizione elevata del sito imprime un carattere nordico. La Rana temporaria, il Triton alpestris, la Vipera berus, soli vertebrati residenti di quella palude, vi signoreggiano. I tritoni particolarmente vi abbondano, ed a vari gradi di sviluppo, dai piccoli cordili appena schiusi dall' uovo, agli individui cresciuti; i quali ultimi però mantengono quasi tutti le branchie: questo carattere larvario così fugace in altre specie del genere. Sovra cinquanta individui che io ho potuto pescare, — — appena due potei rinvenirne in cui l' anzidetto carattere fosse già sparito. Questi individui cresciuti eppure branchiati rassomigliano del resto perfettamente ai tritoni adulti abranchi, non solo nella forma e nelle dimensioni, ma ancora in altri caratteri più essenziali; ed al pari di questi presentano sviluppati tutti i distintivi del sesso, anche all' esterno, alle labbra della cloaca«.

Wie lauten nun die Angaben über den Fundort der merkwürdigen von Filippi entdeckten axolotlartigen Larven des Triton alpestris, womit Duméril [3]) den Bericht über Filippi's Mittheilungen beginnt?

1) S. Comptes rendus. Tom. 61. 1865. p. 777.

2) S. a. a. O. p. 206.

3) Vergl. in den: Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle, Tom. II. 1866. Observations sur la reproduction dans la ménagerie des reptiles du Muséum d'histoire naturelle des Axolotls du Mexique sur leur développement et sur leurs metamorphoses par Duméril p. 287, oder in dem: Bulletin de la société impériale

Digitized by Google

»Les Axolotls ne sont cependant pas les seuls Batraciens dont l'appareil générateur entre en action avant la métamorphose. Ainsi, des Tritons alpestres, que M. de Filippi a pêchés dans un étang voisin du lac Majeur, lui en ont donné la preuve.«

Was hier die Veranlassung gewesen sein mag, die Bezeichnung »stato Maggiore« mit »lago Maggiore« zu verwechseln [1]), ist schwer zu begreifen. Jedenfalls aber trübt dieses Missverständniss einen wichtigen Factor in FILIPPI's Mittheilungen, der in Bezug auf das Vorkommen jener merkwürdigen, frühzeitig geschlechtlich entwickelten Triton-Larven von Bedeutung ist. Es ist gewiss nicht gleichgültig, ob diese Thiere, wie FILIPPI angiebt, in dem 4140 Schweizerfuss (= 1242 Meter) hoch gelegenen Formazza-Thal gefunden worden sind, oder ob sie, wie DUMÉRIL unrichtig berichtet, in der Nähe des Lago maggiore, welcher See nur mehrere hundert Fuss hoch liegt, vorgekommen sein sollen, da die klimatischen Verhältnisse beider Localitäten ausserordentlich verschieden sind, an welchen die in Rede stehenden Urodelen gewiss ganz verschiedenen und im vorliegenden Fall sehr einflussreichen Lebensbedingungen ausgesetzt sein mussten, wodurch ihrer Entwicklung eine ganz bestimmte Richtung gegeben werden konnte.

Uebrigens halte ich FILIPPI's oft citirte Abhandlung für so wichtig, dass es zu wünschen wäre, sie möchte in ihrer ganzen Vollständigkeit eine grössere Verbreitung finden, zumal da dieselbe in einer nur wenig zugänglichen Zeitschrift abgedruckt ist. Aus diesem Grunde will ich dieselbe in einer Uebersetzung hier folgen lassen. Die Leser derselben werden sich überzeugen, dass der Verfasser vollständig auf der Höhe der Wissenschaft stand, als er diesen Aufsatz geschrieben, und dass durch seinen frühzeitigen Tod der zoologischen Wissenschaft ein vortrefflicher Träger und Förderer in der thätigsten Zeit seines erfolgreichen Wirkens entrissen wurde [2]). Hat doch FILIPPI in seinem im Jahre 1861 geschriebenen und hier in der Uebersetzung mitgetheilten Aufsatz die Resultate seiner Beobachtungen mit so geschicktem Verständniss aufgefasst, dass sich andere Zoologen dadurch angeregt fühlen müssen, im Sinne dieser Auffassung FILIPPI's durch Experimente und Versuche verwandte thierische Objecte zu behandeln und zu prüfen, wodurch auch [illegible] Resultate erhalten werden, welche geeignet sein dürften, Lücken

[illegible]ologique d'acclimatation, 2. Sér. Tom. III. 1866. p. 88, oder in den: Annales des [sc]iences naturelles, 5. Sér. Tom. VII. 1867. p. 235.

1) »Stato Maggiore«, »General-Stab« heisst ja auch im Französischen: »État-[ma]jor«.

2) Bekanntlich erkrankte FILIPPO DE FILIPPI auf einer naturwissenschaftlichen [R]eise und starb am 9. Febr. 1867 in Hong-Kong.

Digitized by Google

auszufüllen, welche in der zoologischen Wissenschaft uns fühlbar genug entgegentreten, besonders da, wo wir, durch die Lehren DARWIN's angeregt, die Naturerscheinungen mit anderen Augen, als bisher, anzuschauen veranlasst werden. Die verschiedenen ganz neu erstandenen zoologischen Institute im Binnenlande, sowie die zoologischen Stationen an den Meeresküsten sind ja ganz dazu geeignet, um dergleichen auf die Biologie der Thiere sich beziehenden Experimente in Gang zu bringen und mit Geduld und Ausdauer zu verfolgen. Möchte die jetzige Generation der Zoologen doch auch an solchen biologischen Beobachtungen Interesse finden, wie sie der bereits oben genannte Naturforscher SCHREIBERS in Wien ausgeführt hat. Diesem wackeren, eifrigen Beobachter des Thier-Lebens verdanken wir unter anderen gerade über die Fortpflanzungsweise und Larven-Zustände der Urodelen die werthvollsten, aber sehr wenig beachteten Erfahrungen. Die wunderbare Entwicklungs- und Fortpflanzungs-Geschichte der Salamandra atra hat SCHREIBERS[1]) schon im Jahre 1832 aufgeklärt. Derselbe hat es durch Experimente auch so weit gebracht, bei den Tritonen den Larvenzustand zu procrastiniren, wie sich derselbe ausdrückte, so dass ich überzeugt bin, man wird es erreichen können, unter Benutzung der Erfahrungen von SCHREIBERS und mit Berücksichtigung der von FILIPPI in den Hochalpen angetroffenen eigenthümlichen Local-Verhältnisse unsere verschiedenen Tritonen zu geschlechtsreifen und fortpflanzungsfähigen Urodelen zu erziehen, welche vollständig einem Axolotl entsprechen und auf diese Weise einen höchst wichtigen Beitrag zur Biologie der Thiere liefern werden.

München, den 1. October 1876. C. v. Siebold.

1) S. a. a. O. p. 529.

Digitized by Google

# Ueber die Larve des Triton alpestris

von

F. de Filippi.

(Aus dem: Archivio per la Zoologia. Genova 1861. Vol. I, p. 206—211.)

Es wird bisher in der zoologischen Wissenschaft der unbestrittene Satz festgehalten, dass die vollständige Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge als das sichere Zeichen des erwachsenen Zustandes eines Thieres zu betrachten sei. In denjenigen Thierformen, welche einer Metamorphose unterworfen sind, erscheint das Larvenstadium entweder durch Abwesenheit oder durch embryonalen Zustand sowohl der Ovarien wie der Hoden characterisirt, während das vollkommene Lebensstadium derselben dagegen mit der völligen Entwicklung dieser Organe und ihrer elementaren Bestandtheile eintritt. Wird z. B. die Frage aufgeworfen, ob der Proteus anguinus, der Axolotl oder der Menobranchus Larven oder vollkommene Thiere sind, so wird diese Frage nach dem Zustande der Geschlechtstheile dahin entschieden: zeigen sich die Geschlechtsorgane entwickelt, so sind die Thiere vollkommen ausgebildet. Ich behaupte jetzt, dass, wenn die Feststellung des Wesens einer neuentdeckten Amphibienform erheischt wird, die Naturforscher mit dem ausschliesslichen und absoluten Gebrauch der Kriterien, auf welche sie bisher ein unbegrenztes Vertrauen gesetzt haben, sehr vorsichtig zu Werke gehen sollen. Ganz besonders wird aber eine solche Vorsicht erforderlich sein, wenn die Sache einen Triton alpestris betrifft.

Aus dem, was bisher von der Geschichte der Salamandriden bekannt geworden ist, geht hervor, dass die Arten dieser natürlichen Familie anfangs mit Kiemen ausgestattet, und dass in dieser Form des Larven- oder Cordylus-Zustandes die Geschlechtstheile kaum angedeutet sind. Dieses erste Entwicklungsstadium der Larven währt gewöhnlich sehr kurze Zeit; nach drei Monaten ohngefähr tritt an die Stelle der Kiemenathmung Lungenathmung; die Geschlechtswerkzeuge gewinnen die Oberhand, und die Larve verwandelt sich in ein voll-

Digitized by Google

kommenes Thier; in dieser Form muss dann das einzelne Individuum noch wachsen, um völlig zur Fortpflanzung geeignet zu werden. Nur wenn die Larven durch den Eintritt des Winters überrascht werden, ehe sie ihre Metamorphose vollendet haben, zieht sich ihr Larvenzustand bis zum nächsten Frühling in die Länge, jedenfalls aber verlieren sie die Kiemen viel früher, als sie die normale Grösse ihrer Species erreichen. Einen ganz merkwürdigen Fall lieferte übrigens Triton alpestris, welchen ich verflossenen Sommer im Formazza-Thale beobachtet habe.

In der Nähe von Andermatten, und um den Ort nach der grossen Generalstabs-Karte noch genauer zu bezeichnen, in der Nähe von Puneigen befindet sich in einer circusartigen, gegen Süden offenen Thalerweiterung ein kleiner Sumpf und in dessen Mitte eine Lache. Die von den Felswänden zurückgeworfenen Sonnenstrahlen und die Tiefe des kleinen Tümpels hatten das organische Leben in einer Weise erweckt, dass dieses Wasser mit zahlreichen Formen von Wasserpflanzen und Sumpfthieren erfüllt war, welchen die hohe Gebirgslage einen nordischen Character eingeprägt hatte [1]). Die Rana temporaria, der Triton alpestris und die Vipera berus waren die einzigen Wirbelthiere, welche in diesem Sumpfe ihr Wesen trieben. Die Tritonen waren hier ganz besonders häufig vorhanden und zwar in den verschiedensten Entwicklungszuständen, nämlich von den kleinsten eben aus dem Ei geschlüpften Larven an bis zu den ausgewachsenen Individuen. Diese letzteren hatten übrigens fast alle noch ihre Kiemen behalten, welches characteristische Kennzeichen des Larvenzustandes bei anderen Species dieser Gattung sich sehr bald verliert. Unter fünfzig Individuen, welche ich habe herausfischen können, und zwar nicht ohne Gefahr, welche der schwankende Boden veranlasste, stiess ich kaum auf zwei Stücke, an welchen der vorhin erwähnte Larvencharacter verschwunden gewesen wäre. Diese mit Kiemen herangewachsenen Individuen glichen übrigens vollständig den erwachsenen kiemenlosen Tritonen, und zwar nicht blos in Gestalt und Grösse, sondern auch in den übrigen characteristischen Merkmalen; zugleich besassen dieselben auch sämmtliche Kennzeichen der geschlechtlichen Entwicklung, selbst äusserlich an der lippenartigen Umgebung ihrer Kloakenspalte. Begierig, das Verhalten der inneren Geschlechtsverhältnisse kennen zu lernen, nahm ich sogleich eine genauere Untersuchung vor, und war ich nicht

1) Besonders verdienen die in diesem Wassertümpel sehr zahlreich vorhandenen Spongillamassen erwähnt zu werden, welche wahrhaft colossal zu nennen waren im Vergleich zu den Mengen, welche ich sonst in den Sümpfen Italiens beobachtet habe.

Digitized by Google

wenig überrascht, die Testikel nebst ihren Ausführungsgängen und die Eierstöcke nebst ihren Eileitern mit dem Character vollkommener Reife entwickelt zu finden, so dass also das Vorhandensein der Kiemen als eine Art Anachronismus zu betrachten war. Die Eier ziemlich gross herangewachsen mit einem bräunlichen Anflug und mit weisslicher Färbung an dem einen Pole versehen, gaben den Ovarien ganz deutlich ein traubenförmiges Ansehen; die Spermatozoiden hatten vollständig dieselbe Gestalt und Grösse, wie sie so characteristisch bei dieser Familie bekannt ist; nur konnte ich an der zarten Seitenmembran dieser Samenfäden die undulirenden Bewegungen nicht deutlich unterscheiden. Ich will übrigens auf dieses eine negative Merkmal kein zu grosses Gewicht legen, da ich nur wenige Beobachtungen in dieser Beziehung habe anstellen können, indem mir unter diesen eingesammelten Tritonen nur eine ganz geringe Anzahl von Männchen im Vergleich zu den zahlreicher vorhandenen Weibchen zur Verfügung stand; auf keinen Fall möchte ich es bestimmt aussprechen, dass das Verschwinden der Kiemen durchaus eine Hauptbedingung sei, damit der Triton alpestris fortpflanzungsfähig werden könne.

Wie dem auch sei, so viel ist sicher, dass in diesen Tritonen sich Charactere der Larven gleichzeitig mit Characteren des fertigen Thieres vereinigt vorgefunden haben und dass dieselben auf diese Weise Perennibranchiaten geworden sind; es ist dies aber auch die einzige Thatsache, die sich aus dem Verlaufe der Metamorphose dieser Tritonen feststellen lässt. Aber auch noch ein anderer guter Larvencharacter gesellt sich hier zu der Anwesenheit der Kiemen hinzu, der darin besteht, dass zugleich zwei provisorische rauhe Gaumenplatten vorhanden sind, welche später den bleibenden Gaumenzähnen Platz zu machen haben. Diese Gaumenplatten hatten sich in den weiter herangewachsenen Larven schon sehr genähert und liessen an ihren Innenrändern eine Reihe wahrer Zähne erkennen, deren Anordnung bereits jener der eigentlichen Gaumenzähne nahe kamen.

Die vergleichende Untersuchung der Wirbelsäule bei diesen Larven mit der bei dem Axolotl hat mir folgendes Resultat geliefert. Sowohl bei der einen wie bei der anderen Species ist der Körper des Wirbels in der Mitte eingeschnürt, an den beiden Gelenkenden verbreitert und aus den drei histologischen Elementen zusammengesetzt, nämlich aus der Chorda dorsalis, aus der Knochensubstanz und aus der Knorpelsubstanz.

In den erwachsenen Larven des Triton alpestris setzt sich die Rückenseite ununterbrochen in der ganzen Länge der Wirbelsäule fort, ohne anders zwischen die Gelenkenden einzudringen, als blos einfach

Digitized by Google

hindurchzutreten. Dieselbe besitzt eine Reihe von abwechselnden Auftreibungen und Einschnürungen und zwar in der Weise, dass die Auftreibungen zweien Wirbeln entsprechen, welche sich mit ihren kelchförmig ausgehöhlten Knochenscheiden berühren, während die Einschnürungen den zwischen je zwei Gelenkenden befindlichen Wirbelbein-Körpern entsprechen. Diese Chorda dorsalis besteht aus den bekannten characteristischen grossen Zellen, umkleidet von einer homogenen Hülle, welche sich, den Einschnürungen der Wirbel entsprechend, gürtelförmig in Längsfalten eingeschnürt zeigt. Diese Hülle fällt noch deutlicher in die Augen, wenn man die Gelenke der Wirbelsäule mit Gewalt auseinander zieht, wodurch alsdann die Hülle wie ein zerrissener leerer Darm hervortritt. Diese Thatsache scheint mir zu Gunsten jener Reichert'schen, aber von Anderen bekämpften Meinung zu sprechen, welche die Hülle der Chorda dorsalis von der Theilnahme an der Wirbelbildung ausschliesst.

Die Knochensubstanz der Wirbelbein-Körper ist homogen, besitzt keine Knochenkörperchen und bildet eine Art Scheide von einer gewissen Dünne, gegen die Mitte hin eingeschnürt und gegen die Gelenkenden hin kelchartig erweitert. Die aus sehr deutlichen und characteristischen Kernzellen gebildete Knorpelsubstanz erfüllt den Raum zwischen der knöchernen Scheide und der Chorda dorsalis, und breitet sich noch an den beiden Seiten der Scheide hin ein wenig aus, um an der Bildung der Gelenkenden Theil zu nehmen. Die Knorpelsubstanz dieser Gelenkenden ist dunkler gefärbt als diejenige, welche im Innern der Knochenscheide enthalten ist. Diese dunklere Färbung rührt von einer homogenen Substanz her, welche die einzelnen Zellen incrustirt.

Im Axolotl ist die Structur der Wirbelkörper kaum verschieden. Auch in dieser Species sind die drei obenerwähnten Elementar-Substanzen vorhanden und in derselben Weise angeordnet, nur mit dem Unterschiede, dass in dem biconischen Hohlraume, welcher durch die Berührung der ausgehöhlten Knochenscheiden gebildet wird, sich eine compacte Knorpelmasse vorfindet, aus gleichmässigen Zellen zusammengesetzt und ohne jene incrustirende Substanz, wie sie in den Gelenkenden vorkommt. Im Innern dieser biconischen Masse und in der Richtung der Längsachse befindet sich die Chorda dorsalis in Form eines nicht eingeschnürten Cylinders, deren Scheide sich, ohne Zellen einzuschliessen, allein in die Wirbelbein-Körper fortsetzt.

Gewöhnlich schreiben die Autoren (unter diesen auch Stannius), dem Gange der Analogie mit den Fischen folgend, auch den kiementragenden Amphibien eine Ausfüllung der zwischen den Wirbeln gelegenen biconischen Höhle durch Substanz der Chorda dorsalis zu. Es

Digitized by Google

ist dies aber nicht exact, wie die oben auseinander gesetzten Beobachtungen gezeigt haben.

Das Blutcirculations-System dieser Larven in ihrem letzten Entwicklungsstadium hat mir nichts Bemerkenswerthes dargeboten, daher ich es zu beschreiben unterlasse, um nicht zu wiederholen, was bereits vom Axolotl bekannt ist[1]). Die Lungen-Arterie war deutlich ausgebildet, die Lungen selbst erschienen sehr entwickelt und mit Luft angefüllt und befanden sich gleichzeitig mit den Kiemen in Thätigkeit. In allen untersuchten Individuen bemerkte ich den Darmcanal mit kleinen Cyclas-Muscheln angefüllt, welche in jenem Sumpfwasser sehr zahlreich vorhanden waren und welche die einzige Nahrung der Tritonen auszumachen schienen.

Ich habe schon mitgetheilt, dass ich nur sehr wenige kiemenlose Tritonen dort angetroffen habe. Die beiden einzigen Exemplare, welche ich habe einsammeln können, besassen noch einige Spuren der Querfalte am Halse, und gaben dadurch zu erkennen, dass sie eben erst aus dem Larvenstadium herausgetreten waren. Es wäre ganz günstige Jahreszeit (nämlich August) gewesen, um ältere Tritonen noch wach und munter anzutreffen, aber so sehr ich auch in dem kleinen Sumpfwasser und noch weiter in der Umgegend nach ihnen suchte, konnte ich doch keinen einzigen solchen älteren Triton alpestris auffinden. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass, so wie diese Tritonen der erwähnten Localität am Ende des Sommers ihre Metamorphose vollendet haben, dieselben sich in den Schlamm verkriechen, um daselbst in einen langen Winterschlaf zu verfallen, aus welchem sie im nächsten Frühjahre erst wieder erwachen, um alsdann sogleich das Fortpflanzungsgeschäft vorzunehmen. Was nachher aus diesen vollkommen entwickelten Tritonen wird, nachdem sie sich fortgepflanzt haben und dann sich nicht mehr auffinden lassen, weiss ich nicht zu sagen. Findet hier vielleicht etwas Analoges statt wie bei Petromyzon Planeri, welcher drei Jahre im Larvenzustande (als Ammocoetes) verbringt und alsdann nur eine sehr kurze Zeit im vollkommenen Zustand ausdauert, um den Act der Fortpflanzung zu vollbringen und gleich nachher zu sterben.

Kehren wir jetzt zurück zu der nahe liegenden Analogie, welche zwischen dem Triton alpestris während eines gewissen Stadiums seines Lebens und den Perennibranchiaten besteht. Ein einziger Schritt, ja sogar ein sehr kleiner Schritt trennt einen solchen Triton von den

1) Da ich hier von der Anatomie des Axolotl spreche, kann ich die classische Monographie des Prof. Calori nicht unerwähnt lassen, welche sich in den: Memorie dell' Istituto di Bologna (1852) abgedruckt findet.

Digitized by Google

letzteren. Gehen wir von der Thatsache aus, dass die Dauer der verschiedenen Verwandlungs-Perioden bei den Amphibien nicht constant ist, sondern einer Verlängerung oder Verkürzung unterworfen sein kann, je nach den verschiedenen Einflüssen der Temperatur und der Nahrung, so darf man wohl mit Recht annehmen, dass ein sehr energisch oder länger währender Einfluss, durch welchen das Larvenstadium des Triton alpestris um vieles verlängert wird, unter ununterbrochener gleichmässiger Fortdauer, ganz eigenthümliche und auffallende Wirkungen hervorbringt, welche darin bestehen, dass der junge Triton, so wie er in das Larvenstadium eingetreten ist, aus dieser einfachen niedrigen Entwicklungsform gar nicht wieder heraustritt. Es kann also in diesem Falle ein Triton seine Geschlechtsorgane, so wie dieselben ihre völlige morphologische Entwicklung erreicht haben, in Thätigkeit treten lassen, ohne das Verschwinden der Kiemen abzuwarten. Für die Theorie Darwin's, welche gegenwärtig die Naturforscher in so hohem Grade beschäftigt, ist diese Geschichte des Triton gewiss von nicht geringem Werth.

Diese Beobachtungen werden jedenfalls dazu beitragen, die Trennung zwischen den caducibranchiaten und perennibranchiaten Urodelen fallen zu lassen, welche bisher als Eintheilungs-Princip in den systematischen Schriften und selbst in dem grossen Werke von Duméril und Bibron festgehalten wurde, und es wird hiermit zugleich die Veranlassung gegeben sein, die Vereinigung der beiden Familien: Proteiden und Salamandriden, wie das in dem classischen Werke des Van der Hoeven bereits geschehen ist, vorzuziehen.

---

Digitized by Google

# Der Tonapparat der Cikaden.

Von

Dr. Paul Mayer in Neapel.

Mit 3 Holzschnitten.

In Neapel und nächster Umgebung sind die Cikaden so wenig häufig, dass ich bisher noch keine einzige hier gehört habe. Es bedurfte daher eines Ausfluges nach Capri, um die längst gewünschte Gelegenheit zu erhalten, durch Beobachtungen und Versuche an lebenden Thieren über den »Gesang« derselben in's Klare zu kommen. Anfänglich nun habe ich meinen Ermittelungen, welche ich zu eigener Belehrung angestellt hatte, keinen weiteren Werth beigelegt, bin aber dann bei Durchforschung der (nur wenig umfangreichen) einschlägigen Literatur anderer Ansicht geworden und halte jetzt eine Veröffentlichung der von mir gewonnenen Resultate für nicht ganz überflüssig. Die kurze historische Uebersicht, welche ich in erster Linie gebe, hat darum auch den Zweck, die Berechtigung zur Abfassung der folgenden Zeilen nachzuweisen.

In seiner bekannten und viel benutzten Schrift: »Die Ton- und Stimmapparate der Insecten in anatomisch-physiologischer und acustischer Beziehung. Leipzig 1867«[1]) äussert H. Landois, gestützt auf seine Untersuchungen an einer »grossen südamerikanischen Cikade« die Meinung: »der sogenannte Gesang der Cikaden ist die Stimme derselben«[2]). Sie kommt dadurch zu Stande, dass die Stimmbänder der im Metathorax gelegenen Stigmen (»Schrillstigmen«) durch die aus ihnen hervorgepresste Luft in Schwingungen versetzt werden. »Da die Stimmbänder dünn, straff und schmal sind, so kann kein anderer Ton entstehen, als

1) Vergl. diese Zeitschrift 1867. p. 105.

2) Ebenda p. 157.

Digitized by Google

der bekannte gellende Laut«[1]). Das von allen früheren Autoren, namentlich aber von Réaumur als eigentlicher Tonapparat angesprochene Organ dient nur als Resonator, liegt auch nicht, »wie Réaumur sagt, an dem ersten Hinterleibsringel, sondern am Metathorax«[2]). In Folge dieser Publication entsteht auf Anregung von Targioni Tozzetti, der seinen Zweifeln an der Richtigkeit der Landois'schen Darstellung bereits in einem italienischen Jahresberichte kurzen Ausdruck[3]) geliehen hatte, eine Arbeit von Cesare Lepori[4]). Dieser liefert nicht nur eine genaue anatomische Beschreibung, sondern theilt auch eine Reihe Versuche, die er an lebenden Thieren angestellt hat, mit und kommt zu dem Resultate: »ich schliesse mit der festen Ueberzeugung, die Wahrheit der Angaben Réaumur's und den Irrthum der Schlüsse Landois' dargethan zu haben«. Darauf erscheint wiederum von Landois ein Aufsatz unter dem Titel: »Ueber ein dem sogenannten Tonapparat der Cikaden analoges Organ bei den hiesigen Grillen«[5]), in welchem er seine Ansicht in einigen Puncten geändert hat. Während er früher an der »grossen südamerikanischen Cikade« von dem mächtigen Muskel, welchen Réaumur als zur Hervorbringung des Tones dienend bezeichnete, nichts bemerkt und sein Vorkommen schon deswegen leugnet, weil er nichts zu bewegen vorfinde[6]), schreibt er jetzt: »Derselbe ist stark chitinisirt und wurde von älteren Forschern einfach als Chitinstäbchen gedeutet..... Die Muskelstructur desselben kann nach der mikroskopischen Unter-

1) a. a. O. p. 156. Landois führt als analog eine Vorrichtung an, welche von »einem meiner Schüler, der früher die Kühe gehütet hatte, zufällig entdeckt worden ist« und in einem oben offenen, unten durch einen seiner Knoten geschlossenen Stücke Grashalm besteht, in welchem sich nahe dem unteren Ende ein feiner Längsritz befindet. In meiner Jugend habe ich von dieser in meiner Heimath Südwestfalen allgemein bekannten kleinen Flöte häufig genug Gebrauch gemacht, um zu wissen, dass ein starker Luftstrom, wie er doch wohl einer Cikade nicht zu Gebote stehen dürfte, dazu gehört, um überhaupt einen Ton zu erhalten.

2) a. a. O. p. 154.

3) Annuario scientifico ed industriale vom Jahre 1867. T. sagt, er gebe die Abbildung des Tonapparates der Cikade nach Landois nicht wieder, da L. keine lebenden Thiere untersucht habe, auch nicht correct beschreibe und über die Wirksamkeit der Stigmen sich Täuschungen hingebe.

4) Nuove ricerche anatomiche e fisiologiche sopra l'organo sonoro delle cicale. Bullettino della società entomologica italiana. I. 1869, p. 221—235 tab. V. Mit Anmerkungen von Targioni Tozzetti. Citat auf p. 235.

5) Diese Zeitschrift 1872. p. 348—354. Taf. XXVIII.

6) a. a. O. 1867, p. 154: »Dadurch fällt die Behauptung Réaumur's schon von selbst; denn ein so festgewachsenes Organ [es ist von der Haut die Rede, an welche sich der Muskel ansetzt] kann durch Muskeln nicht aus seiner Lage gebracht werden. Eine solche ruckweise stattfindende Muskelthätigkeit, wie sie hier supponirt wird, ist auch an und für sich ohne Gegenstück in der Natur«.

Digitized by Google

suchung durchaus nicht zweifelhaft sein. Wegen seiner starken Chitinisirung kann dieses Stäbchen nicht contrahirt werden«[1]). Gleicherweise liegen nun auch die Tonapparate nicht mehr am Metathorax, sondern am Hinterleibe. Zu den Untersuchungen Lepori's, die er aber dem Anscheine nach lediglich aus Brauer's Berichte kennt, nimmt er mit den Worten Stellung: »Da mir nur trockene und Spiritusexemplare zu Gebote stehen, so soll es hier meine Aufgabe nicht sein, diese noch stets brennende Streitfrage näher zu erörtern«. Inzwischen hat nun auch Brauer nach einander über die Arbeiten beider Gegner sein Urtheil abgegeben und sich schon in seinem ersten Referate auf Grund eigener Untersuchungen entschieden gegen Landois aussprechen müssen. Ich führe nicht ohne Absicht die Stelle[2]) wörtlich an: »Was die Cikade betrifft, so kommt der Verfasser zu dem Schlusse, dass der Sitz ihrer Stimme ebenfalls in den hinteren Thoraxstigmen zu suchen ist.... Das Häutchen und die Höhlen sind nur Resonanzapparate. Referent, welcher Cicada haematodes lebend beobachtete, kann letzteres bestätigen.... Dagegen glaubt derselbe auf ein Gebilde aufmerksam machen zu müssen, welches bei allen männlichen Cikaden an der Oberseite des Hinterleibes, jedenfalls am Grunde, liegt...... Man findet dort in einem ovalen Spalt eine Blase vortretend, die .... wohl in wesentlicher Beziehung zum Stimmorgane steht, da sie den Männchen ausschliesslich eigen ist.... So auffallend das Gebilde ist, so wurde es bis jetzt gänzlich übersehen.« In dem Berichte über Lepori[3]) heisst es sodann: »Wie wir bereits angedeutet haben, liegt das eigentliche Stimmorgan nicht an der Unterseite des Thorax, sondern am ersten Hinterleibssegmente, seitlich oder oben (je nach der Art)..... Ob der Cikade daher noch ein Stimmorgan oder nur ein Tonwerkzeug zukomme, scheint somit für letzteres entschieden«. Dass Brauer also mit Lepori Hand in Hand geht, zeigt sich schon in dem Umstande, dass er die Verschiedenheit in der Lage der Tonapparate je nach der Art ausdrücklich hervorhebt. Dagegen besteht zwischen ihm und Landois keine weitere Uebereinstimmung, als dass beide gewisse für die Tonerzeugung unwesentliche Theile (»das Häutchen und die Höhlen«) als Resonatoren betrachten. Nichts destoweniger schreibt Landois in seiner zuletzt erwähnten Arbeit folgenden Satz[4]) nieder: »Ich habe .... die Meinung verfochten, dass .... die

1) a. a. O. 1872. p. 349. Es wäre interessant, zu erfahren, von welcher Cikadenart dieser nicht contrahirbare Muskel herrührt.

2) Archiv f. Naturgeschichte 34. Jahrg. 2. Bd. 1868. p. 346.

3) Archiv f. Naturgeschichte. 36. Jahrg. 2. Bd. 1870. p. 53.

4) a. a. O. 1872. p. 350. Offenbar hat sich Landois durch die Nichtbeachtung des Wörtchens »letzteres« zu dem Glauben verleiten lassen, Brauer bestätige auch die Herleitung des Tones von den »Schrillstigmen«.



Digitized by Google

eigentliche Stimme der Cikaden durch die Metathorakalstigmen hervorgebracht werde.... FRIEDRICH BRAUER in Wien stimmte meiner Ansicht bei«, und wiederholt ihn in etwas veränderter Form noch im Jahre 1874. Hier aber habe ich auf eine seltsame Erscheinung aufmerksam zu machen. In den »Thierstimmen« nämlich, einem von LANDOIS nur zum Theile streng wissenschaftlich geschriebenen Buche[1]) finde ich im sechsten Capitel unter der Aufschrift: »Der Gesang der Cikaden« einen wörtlichen Abdruck des betreffenden Abschnittes in den »Ton- und Stimmapparaten«, in welchen nur die Referate BRAUER's eingeschaltet sind und bald nachher im siebenten Capitel: »Töne der Geradflügler« eine ebenfalls wörtliche Wiedergabe des Aufsatzes über das neugefundene Organ der Grillen[2]). Die »vielen Freunde der Natur«, welche laut Vorrede in den »Thierstimmen« eine »anregende Lectüre« finden sollen, lesen natürlich den letzteren Artikel, schon da er sich durch kleinen Druck als blos für »Fachgelehrte« bestimmt erweist, nicht, sondern halten sich an den ersteren und so entgeht ihnen auch die schwer zu beantwortende Frage, welche uns aufstösst: Welcher LANDOIS hat nun eigentlich Recht, der von 1867 und 1874 oder der von 1872? Denn man sollte doch mit Fug erwarten dürfen, dass auf die Anführung der Arbeit von LEPORI eine eingehendere Widerlegung erfolge, als sie die Worte zu enthalten scheinen: »In der vorliegenden Beschreibung liegt kein wesentlicher Unterschied von der Darstellung RÉAUMUR's«; und noch genauer müssen die Gründe vorgeführt werden, welche LANDOIS von seiner vorgeschrittenen Auffassung im Jahre 1872 völlig zu der älteren zurückgebracht haben.

Wie aus dem Angeführten hervorgeht, herrschen zur Zeit zwei Auffassungen über den Tonapparat der Cikaden. Die eine, von RÉAUMUR herrührende, wird in Italien durch LEPORI, in Deutschland durch BRAUER neu aufgenommen, indess LANDOIS an seiner gänzlich davon verschiedenen Meinung nach wie vor festhält. In denjenigen zoologischen Handbüchern, welche nach der Zeit ihrer Entstehung überhaupt in der Lage sind, für

1) Thierstimmen. Freiburg 1874. Es heisst dort auf p. 33: »An einer andern Stelle referirt FRIEDRICH BRAUER über Cicada haematodes .... meiner Auffassung zustimmend«, und nur wenige Zeilen vorher: »ich kann der Ansicht von BRAUER nicht beistimmen, wenn er es für entschieden hält, dass den Cikaden ... nur ein Tonwerkzeug zukomme«. Hierin liegt ein Vorwurf der Inconsequenz für BRAUER, und zwar ein durchaus unverdienter.

2) p. 29—34 = p. 153—158 in der angeführten Zeitschrift von 1867, ferner p. 54—57 = p. 848—854 in der angeführten Zeitschrift von 1872. Zum Ueberfluss bemerke ich noch, dass ich selbstredend nicht den wörtlichen Abdruck tadele, sondern nur die Nebeneinanderstellung zweier sich ausschliessender Meinungen ohne ein Wort der Erklärung.

Digitized by Google

die eine oder die andere Partei zu entscheiden, finde ich nichts, was mir deutlich machte, wie denn nun im Allgemeinen in Deutschland die Sache angesehen wird. So hat CLAUS in der ersten Auflage seiner »Grundzüge« vom Jahre 1868 lediglich die RÉAUMUR'sche Theorie kurz wiedergegeben [1]), erwähnt hingegen in der zweiten Auflage [2]) von 1872 auch der LANDOIS'schen, ohne aber ein eigenes Urtheil zu formuliren. SCHMARDA [3]) begnügt sich mit der ersteren. Endlich hat, um auch dies nicht unerwähnt zu lassen, DARWIN [4]) die Ansicht von LANDOIS adoptirt und ihr dadurch eine weite Verbreitung verschafft. Nach alle dem erscheint es mir angezeigt, zur endlichen und endgültigen Beantwortung der Frage, welche eigentlich in dieser Form schon gar nicht mehr hätte gestellt werden dürfen, beizutragen, und so bitte ich auch meine Auseinandersetzungen in diesem Sinne zu betrachten.

Wie aus der schematischen Zeichnung (Fig. 1)[5]), die ich nach einer Reihe wirklich geführter Längsschnitte hergestellt habe, ersichtlich wird, befindet sich am Metasternum der von mir untersuchten Cikadenart — es ist C. orni — eine nach aussen ragende schuppenförmige Duplicatur der Epidermis (*es*[3]). Ihrer Lage gemäss entspricht sie dem Episternite und ist als solches bereits von TARGIONI TOZZETTI [6]) bezeichnet worden. LEPORI nennt sie squamma metatoracico-addominale, weil sie vom Metathorax ausgehe und sich über einen Theil des Abdomens hinziehe; seinen Angaben zufolge stossen bei Cicada orni die Schuppen beider Antimere in der Mittellinie der Brust zusammen und die etwas grössere linke ragt noch ein wenig über die rechte hinweg; dies trifft indessen nicht bei C. orni, vielmehr meist bei C. plebeja zu [7]). Uebrigens sind sie auch beim Weibchen vorhanden,

1) Grundzüge der Zoologie p. 306.

2) Dasselbe p. 591.

3) Zoologie 1871. Bd. II, p. 95.

4) The descent of man and selection in relation to sex. 1871. Bd. I, p. 351.

5) Meine zeichnerische Begabung reicht nicht so weit, mir eine getreue Wiedergabe aller der kleinen Ausbuchtungen und Höhlen, welche sich im Chitingerüst vorfinden, zu ermöglichen. Ich gebe daher lieber eine schematische, aber klare und deutliche Figur, als dass ich, wie LEPORI dies thut, naturgetreue Abbildungen liefere, welche nicht plastisch genug gehalten sind und nur unter Zuhülfenahme des Objectes selber verständlich werden. Die Zeichnung von LANDOIS (a. a. O. 1867 Taf. XI, Fig. 17) berücksichtigt die nebensächlichen Theile auf Kosten der wichtigen und giebt daher erst recht kein anschauliches Bild.

6) a. a. O. p. 228 Anm. 1.

7) a. a. O. p. 224: »la sinistra cuopre la destra di poco col suo margine interno«. Dies Verhalten zeigt auch Taf. V, Fig. 7, welche von C. orni herrühren soll, aber entschieden nicht auf diese Art passt. Mir scheint, es liegt eine Verwechslung dieser beiden Arten vor. LEPORI behauptet, er habe die Cicada orni, haema-



Digitized by Google

aber etwas kleiner, und wölben sich in beiden Geschlechtern über das an ihrem Grunde liegende 3. Stigma hin. Die Episternite der anderen Thoraxsegmente nehmen hinsichtlich der Stigmen dieselbe Lage ein, sind aber bei Weitem nicht so gross wie diejenigen des Metathorax. Alle diese Verhältnisse sind schon von Targioni Tozzetti genau angegeben, so dass ich nur zu bestätigen brauche. Dagegen ist es neu, wenn ich auf eine Chitinplatte (Fig. 1 *d*) aufmerksam mache, welche sich an der Grenze von Meso- und Metanotum in den Thorax hinein erstreckt, ohne aber das Sternum völlig zu erreichen. Sie verläuft, weil das Mesonotum ungebührlich gross wird, indess das Metanotum auf einen ganz niedrigen Halbring beschränkt ist, schräg von hinten und oben nach vorn und unten. Am besten lässt sie sich mit dem Zwerchfell vergleichen, zumal sie auch einen medianen Schlitz zum Durchtritt für Nervensystem u. s. w. besitzt. Sonach kann ich für den Zweck, welchen ich im Auge habe, mir den Körper auch des lebenden Thieres in zwei von einander durch diese feste Wand geschiedene Theile zerlegen: Kopf, Pro- und Mesothorax einerseits, Metathorax und Abdomen andererseits. (Das genannte Diaphragma kommt übrigens auch den Weibchen zu.) Die hintere Partie nun ist in ihrer ganzen Ausdehnung an dem Zustandekommen des »Gesanges« betheiligt und darf also passend als »Tonhöhle« bezeichnet werden. Von Organen des vegetativen und animalen Lebens ist bei den Männchen dem Raume nach in ihr nur wenig enthalten. Die Muskulatur für das 3. Beinpaar und die schwachen Hinterflügel ist dicht am Diaphragma, der innere Geschlechtsapparat in den allerletzten Hinterleibsringen gelegen; der Darm ist leer und schmiegt sich der Bauchwand eng an; Ganglienstrang und Herz liegen gleichfalls dicht am Chitinpanzer — und so kommt es, dass das Abdomen in seiner grössten Ausdehnung hohl und mit Luft gefüllt ist. Um so besser vermag es als Resonator für die an und für sich nicht eben starken Töne zu wirken[1]). Die physiologischen Versuche bestätigen dies Verhalten, wie unten gezeigt wird, lediglich.

todes und plebeja untersucht, spricht aber nirgends von den nicht unbeträchtlichen Unterschieden, welche diese drei Arten mit Bezug auf den Tonapparat darbieten; auch sind seine Zeichnungen sämmtlich nach der einen Art angefertigt. Die von Lepori erwähnte Ungleichheit beider Episternite besteht bei C. plebeja allerdings, indessen überragt meist wohl die rechte Schuppe die linke. Unter zwölf Exemplaren, welche ich der Güte von Targioni Tozzetti verdanke, zeigten nur drei das von Lepori behauptete Verhalten, die übrigen aber das Gegentheil.

1) Diese Leere des Hinterleibes ist mir gleich beim Zerschneiden der ersten männlichen Cikade auffällig gewesen; hinterher erst habe ich ersehen, dass auch Targioni Tozzetti (a. a. O. p. 228, Anm. 1) auf sie aufmerksam geworden ist und ihr ebenfalls eine Verstärkung des Tones zuschreibt.

Digitized by Google

Von den Veränderungen, welche die äussere Körperwand zu Gunsten der Schallerzeugung erlitten hat, erwähnte ich bereits der enormen Vergrösserung der Metathorakalepisternite, die als Schutz für eine bald zu beschreibende dünnhäutige Stelle des 1. Abdominalringes dienen sollen und zu diesem Behufe bis über den zweiten Ring reichen. Von diesem selbst und zwar von seinem oberen Rande tritt jederseits ebenfalls eine Hautduplicatur (Fig. 1 u. 2 *dk*) hervor, die nach vorne gerichtet den gleichen Zweck wie die Episternite verfolgt. Sie liegt am Dorsaltheile nahe dem Epimerite und wird also auf Längsschnitten nahe der Mittellinie nicht getroffen[1]. An den übrigen Hinterleibsringen findet sich nichts Gleiches vor; auch fehlt sie den Weibchen und ist also eigens für den Tonapparat gebildet worden. In ganz besonderem Maasse nun ist das erste Abdominalsegment umgeformt. Nur sein Rückentheil ist unverändert. Die Episternite hingegen sind schräg nach innen und oben zu eingebogen und verengern den Hohlraum des Ringes nicht unbeträchtlich. Zugleich ist in Folge hiervon die Verbindungshaut sowohl zum Metasternum als auch zum zweiten Abdominalringe viel grösser als gewöhnlich. Beide Häute sind aber auch noch derart umgestaltet, dass man sie nicht gleich für das erkennt, was sie wirklich sind, sondern sie mit besonderen Namen belegt hat. Die erstere (Fig. 1 *mg*) trägt bei Lepori die Bezeichnung membrana gialliccia (gelbliche Haut) und wird von ihm einer weitläufigen Beschreibung unterzogen, aber schon von Targioni Tozzetti richtig gedeutet[2]. Die zweite (Fig. 1—3 *sp*) ist allgemein unter dem Namen Spiegel oder Irishaut bekannt und zeichnet sich durch ihren regenbogenartigen Glanz aus. Auf ihren morphologischen Werth ist sie bisher noch nicht zurückgeführt worden. Dass sie aber in Wirklichkeit nichts anderes ist, als die sehr weite Verbindungshaut zwischen dem 1. und 2. Abdominalsternite, geht aus folgender Betrachtung hervor. Bei den Cikaden[3] finde ich wie bei den Heteropteren, wo dies Schiödte[4] zuerst nachwies, jederseits zehn Stigmen

1) Aus dem Querschnitt Fig. 2 ersieht man, dass sie nirgends mit dem Episternit ihrer Seite zusammentrifft und darum einen kleinen Theil des zu schützenden Organes frei lässt. Dies hat auch schon Rambur bemerkt, wenigstens heisst es bei Amyot et Serville, Histoire naturelle des Hémipteres p. 481 : »Dans cette espèce, dit M. Rambur, le premier anneau du ventre se prolonge en forme de lobe au devant de la partie supérieure de la timbale, dont la moitié inférieure reste à découvert«. Merkwürdig ist es mir hierbei erschienen, dass Lepori dieser Verhältnisse nicht Erwähnung thut, obwohl er auch C. orni untersucht zu haben behauptet.

2) a. a. O. p. 228 Anmerk. 1 : »Essa rappresenta chiaramente la parte molle e congiuntiva dei due contigui anelli del corpo (metatorace e 1⁰ addominale) che insieme riunisce per la parte inferiore«.

3) Ob dies bei allen Homopteren der Fall ist, weiss ich nicht.

4) Kröyer's naturhistorisk Tidsskrift 1869. p. 255.

Digitized by Google

vor. Alle liegen an der Grenze zwischen dem Sternite und den Episterniten, mithin, da ersteres sehr schmal ist, ohne Ausnahme an der Bauchseite: so die drei am Thorax befindlichen und von den schuppenförmigen Episterniten verdeckten, so ferner das 5. und die folgenden frei am Abdomen gelegenen, so endlich auch das 4., welches beim Männchen tief verborgen ist und nur beim Weibchen eher in die Augen fällt[1]). Da es nun in beiden Geschlechtern am Grunde des Spiegels liegt (vergl. Fig. 2 u. 3 *st*[4]), so sind in demjenigen Theile der Körperwand, der für gewöhnlich als erster Abdominalring angesprochen wird, deren zwei enthalten und so wird auch das erste am Bauche frei hervortretende Segment statt zum 2. zum 3. Sternite. Gleichzeitig folgt hieraus die eben angegebene Deutung der Spiegelhaut.

Aber auch der Rest des 1. Ringes, nämlich der Epimeraltheil, ist beim Männchen nicht mehr der ursprüngliche geblieben, sondern hat zur Ermöglichung des »Gesanges« eine andere Gestalt erhalten. Er führt bei den verschiedenen Autoren die Namen timbale, gefälteltes Häutlein, membrana pieghettata oder tamburo; ich werde ihn Trommelhaut nennen. Er ist (Fig. 2 *tr*) blasenförmig vorgewölbt und zugleich im Gegensatze zu dem übrigen Chitinpanzer ausserordentlich dünn und von grosser Elasticität. Letztere wird dadurch hervorgerufen oder zum wenigsten vermehrt, dass eine Anzahl paralleler Verdickungsschichten in die Trommelhaut eingelagert sind. So kommt es, dass, wenn man die Blase anschneidet, sie ihre Gestalt beibehält und dass die Ränder nicht klaffen.

Im Inneren endlich des viel besprochenen Ringes befindet sich beim Männchen ein sehr kräftiger Muskel (Fig. 2 *m*), welcher in directer Beziehung zur Tonerzeugung steht. Seinen Ursprung nimmt er theils an einer hohen crista[2]) sterni, theils an dem eingebogenen Episternite und verläuft dann schräg nach aussen und oben, um sich in seiner ganzen Ausdehnung an eine breite Chitinlamelle (Fig. 2 *s*) anzuheften. Diese steht ihrerseits durch einen hohlen stielartigen Fortsatz mit der Trommelhaut in Verbindung. Der Stiel[3]) ist, obwohl äusserst dünn, doch sehr fest und elastisch, und so bleibt die Chitinsehne, auch wenn

1) Beim Männchen versorgt der von ihm ausgehende Tracheenstamm vorzugsweise den Tonmuskel.

2) Sie ist, wie auch Lepori (a. a. O. p. 225) bemerkt, mit einem Canal zum Durchtritt des Bauchstranges versehen (Fig. 2 *cr*). Beim Weibchen ist sie sehr niedrig und klein (Fig. 3 *cr*), während sie beim Männchen durch das ganze erste und zweite Abdominalsegment geht.

3) Ebenfalls von Lepori (a. a. O. p. 226) einer genauen Darlegung gewürdigt, aber ohne dass die, wie mir scheint, klare physiologische Bedeutung erwähnt wäre.

Digitized by Google

der Muskel von ihr abgetrennt ist, stets in einem gewissen Abstande von der Körperwandung, welche also in ihren Schwingungen weniger gehindert wird, als wenn sich der Muskel direct an sie ansetzen wollte.

Es bleibt mir nun, um mit der anatomischen Beschreibung abschliessen zu dürfen, nur noch einige Angaben in Betreff der mikroskopischen Structur der geschilderten Theile zu machen übrig. Alle Schuppen, sowohl die Episternite, als auch die vom Abdomen sich erhebenden Schutzklappen, sind aus zwei Blättern zusammengesetzt, die sich nach Behandlung mit Kalilauge von einander ablösen lassen und die nur an einzelnen Stellen von Stützbälkchen durchsetzt sind. An Spiegel- und Trommelhaut habe ich zwar die Epidermis (Hypodermis Weismann's) nicht geradezu vermisst, aber ihre Zellen auch nicht durch Reagentien nachweisen können. Mir scheint, sie trocknet beim erwachsenen Thiere völlig ein und ermöglicht dadurch eine grössere Klangfähigkeit der Chitinmembranen. An dem Spiegel sehe ich die Abdrücke der Epidermiszellen deutlich, während ich sie bei der Trommelhaut nicht auffinden kann. Dass letztere nicht, wie Targioni Tozzetti will [1], aus wirklichen Zellen zusammengesetzt ist, welche an den verdickten Partien zu mehreren Lagen über einander gehäuft sein sollen, liegt ohne Weiteres auf der Hand, da wir es ja mit Chitingebilden zu thun haben. Endlich betrachte ich die plattenförmige Sehne des grossen Muskels als eine Einstülpung von der Trommelhaut her und finde auch eine wirkliche Oeffnung (Fig. 2 in der Nähe von *s*), welche direct in den hohlen Sehnenstiel führt, vor. Zu weiteren histologischen Bemerkungen hat mir das Object keine Gelegenheit geboten.

Wie sich aus den bisherigen Darlegungen ergiebt, finden sich bei den weiblichen Cikaden die meisten Theile des Tonapparates — sämmtliche accessorische Organe mit Ausnahme der Abdominalklappen — bei der von mir untersuchten Art in fast gleicher Gestalt und Grösse wieder. Ich lege auf letzteren Umstand einiges Gewicht, weil Landois, um seine Ansicht von den »Schrillstigmen« zu erweisen, vergleichende Messungen angestellt hatte und zu anderen Resultaten gekommen war. Unter Anderem hatte er die »Stimmbänder« bei den Männchen etwa viermal [2]) so breit als bei den Weibchen gefunden und nannte daher die ersteren »geeignet zur Stimmerzeugung«, die letzteren

1) a. a. O. p. 228 Anm. 1: »La membrana pieghettata è chiaramente composta di cellule minute, le quali si adunano in maggior numero e si soprapongono in più strati nelli ingrossamenti, secondo i quali si fanno le pieghe«.

2) a. a. O. 1867. p. 54. Stimmbänder des Männchens 0,134, des Weibchens 0,034 Mm. breit.



»ungeeignet«. Ohne nun die Richtigkeit dieser Angaben für die »grosse südamerikanische« Cikade irgendwie in Zweifel ziehen zu wollen, bemerke ich nur, dass bei Cicada orni auch in diesem Puncte ein kaum merklicher Unterschied zwischen beiden Geschlechtern wahrzunehmen ist. Und doch singen auch bei dieser Art nur die Männchen, die Weibchen aber sind trotz breiter »Stimmbänder«, grosser Deckschuppen und ansehnlicher Spiegelhöhlen stumm. So fällt auch dieser Satz von Landois. Richtig hingegen argumentirt man, wenn man, wie dies schon Réaumur und später Brauer[1]) gethan, auf diejenigen Organe Rücksicht nimmt, welche dem Männchen ausschliesslich eigen sind, also auf die Trommelhaut und den sie bewegenden Muskel. Dass aber Trommelhaut und Tonmuskel wirklich in erster Linie an der Tonerzeugung betheiligt sind, lässt sich auch experimentell feststellen, wie ich jetzt zu zeigen mich anschicke. Ich erwähne zunächst der eigenen Versuche, welche ich, ohne die Arbeit Lepori's zu kennen, auf Capri an lebendem Materiale angestellt habe.

1. Die Abschneidung sämmtlicher Schuppen, sowohl der Episternite als auch der Abdominaldeckklappen, hatte keine Schwächung des Tones zur Folge. Dagegen zeigte sich an der nun frei gelegten Trommelhaut, so lange das Thier sang, eine Bewegung.

2. Wurde in die Trommelhaut eingeschnitten, so war keine Veränderung des Gesanges wahrzunehmen. Die Schnittränder blieben dicht zusammen und konnten mit der Loupe deutlich in Schwingungen befindlich gesehen werden. Wenn dagegen die Trommelhaut geradezu zerstört wurde, so hörte der Ton gänzlich auf, falls beide Antimere betroffen waren, oder nahm nur an Stärke bedeutend ab, falls blos die eine Haut entfernt war.

3. Schnitt ich, während die Cikade sang, mit einer Scheere das Abdomen (etwa in der Höhe des dritten Ringes) rasch ab, so erlitt der Schall eine bedeutende Schwächung. An dem nun entblössten Tonmuskel liess sich feststellen, dass

4. eine Durchschneidung desselben auf einer oder auf beiden Seiten die Abnahme bezw. das völlige Verstummen des Tones zur Folge hatte.

5. Eine Cikade mit geöffnetem Abdomen liess sich durch Reizung der Tonmuskeln mittelst einer Pincette zum Singen bewegen.

6. An Spiritusexemplaren lässt sich jederzeit durch Zerren am Muskel oder an der Sehne oder endlich durch Einknickung der Trommelhaut der Einzelton erzeugen und zwar genau in derselben Höhe wie er am lebenden Thiere ertönt.

1) Vergl. oben p. 81.

Digitized by Google

Lepori seinerseits beschreibt 8 verschiedene Versuche, von denen keiner mit den meinigen in Widerspruch steht[1]. Aus seinen Angaben hebe ich diejenigen heraus, welche meine Beobachtungen zu ergänzen geeignet sind. Die Durchschneidung oder auch gänzliche Zerstörung der membrana gialliccia und des Spiegels ändern am Tone nichts. Ferner heisst es: »wir haben in diese Häute Risse gemacht, ohne die Fetzen zu entfernen, um zu sehen ob sie wohl schwingen oder einen Eigenton geben würden; aber von alle dem traf nichts ein.« Speciell gegen Landois sind die Versuche unter Nummer 7 und 8 gerichtet; ich gebe sie wörtlich wieder: »... wir haben es für passend erachtet, auch den Verdacht zu vernichten, es könnten die Stigmen am Metathorax wenigstens irgend welchen directen Einfluss auf die Tonerzeugung haben. Zu diesem Behufe haben wir die Oeffnungen der von Landois so genannten Schrillstigmen und auch die der übrigen Stigmen mit Oel verschlossen. Das Thier zeigte, nach seinen Bewegungen zu urtheilen, deutlich Schmerzen, und das konnte auch nicht anders sein, da ja die Athmung behindert war; dennoch liess sich der Gesang ohne die geringste Aenderung andauernd hören. ....... Bringt man hingegen einige Tropfen Oel in die Höhlung, in welcher die Trommelhaut liegt, und zwar so, dass diese davon benetzt (spalmata) wird, so hört der Gesang zwar nicht völlig auf, wird aber dumpf und tief (oscuro e basso); er ändert seine Stärke, Höhe und Klangfarbe und hört sich an wie ein Ton, welcher dem Verstummen nahe ist (che va quasi a spegnersi).«

Fasse ich zum Schlusse die Ergebnisse meiner Untersuchung kurz zusammen, so kann ich sie in folgenden Sätzen aussprechen:

1. Der Gesang der meisten Cikadenarten[2] ist eine stetige und rasche Wiederholung ein und desselben kurzen Tones.

2. Der Tonapparat besteht in seinen wesentlichen Theilen aus einem Paare Trommelhäuten (umgewandelten Epimeriten?) und den sie bewegenden Muskeln. Er ist nur beim Männchen vorhanden und gehört dem 1. Abdominalsegmente an.

3. Als Resonator dient das ganze Thier mit Ausnahme des Kopfes

1) a. a. O. p. 228—231. Die Citate auf p. 229 bezw. 230 u. 231. Lepori will auch die rapiden Schwingungen des Tonmuskels mit einer guten Loupe gesehen haben. Er behauptet, der Muskel bestehe aus zwei getrennten Bündeln, von denen hauptsächlich das vordere für Hervorrufung des Tones dienen solle. Mir ist diese anatomische und physiologische Unterscheidung nicht geglückt.

2) Aus Landois' »Thierstimmen« p. 36 entnehme ich, dass die Cicada septemdecim in Nordamerika förmlich trillert und Töne innerhalb des Intervalles einer Quinte von sich giebt. Hier mögen neben dem besprochenen Tonapparat noch andere Vorrichtungen vorhanden sein; vielleicht kommen die »Schrillstigmen« bei dieser einen Art, die aber noch nicht untersucht worden, auch zur Geltung.

Digitized by Google

und der beiden ersten Brustringe. Vornehmlich wirkt das mit Luft gefüllte Abdomen tonverstärkend.

4. Als Schutz für die leicht verletzbare Trommelhaut wölben sich über sie vom Hinterleibe her zwei ausschliesslich dem Männchen eigene Klappen (welche bei anderen Arten ganz zu fehlen scheinen), vom Thorax dagegen zwei Episternite.

5) Der Spiegel ist die weit nach innen gezogene Bindehaut zwischen dem 1. und 2. Abdominalepisternite. An seinem Grunde liegt das 4. Stigma, welches beim Männchen den Tonmuskel versorgt. Die übrigen Luftlöcher liegen theils unter den Episterniten versteckt (1.—3. Paar), theils frei am Abdomen (5.—10. Paar).

6. Bei den verschiedenen Arten scheinen nicht unwesentliche Differenzen in Bezug auf Grösse, Form und Lagerung der einzelnen Theile des gesammten Apparates vorzukommen, die unter Zuhülfenahme von Entwicklungsstadien wohl einer näheren Untersuchung werth sein mögen, zumal sie über die phylogenetische Entstehung der ganzen Einrichtung Licht verbreiten dürften.

Neapel, Zoologische Station, den 28. Juli 1876.

---

## Nachschrift.

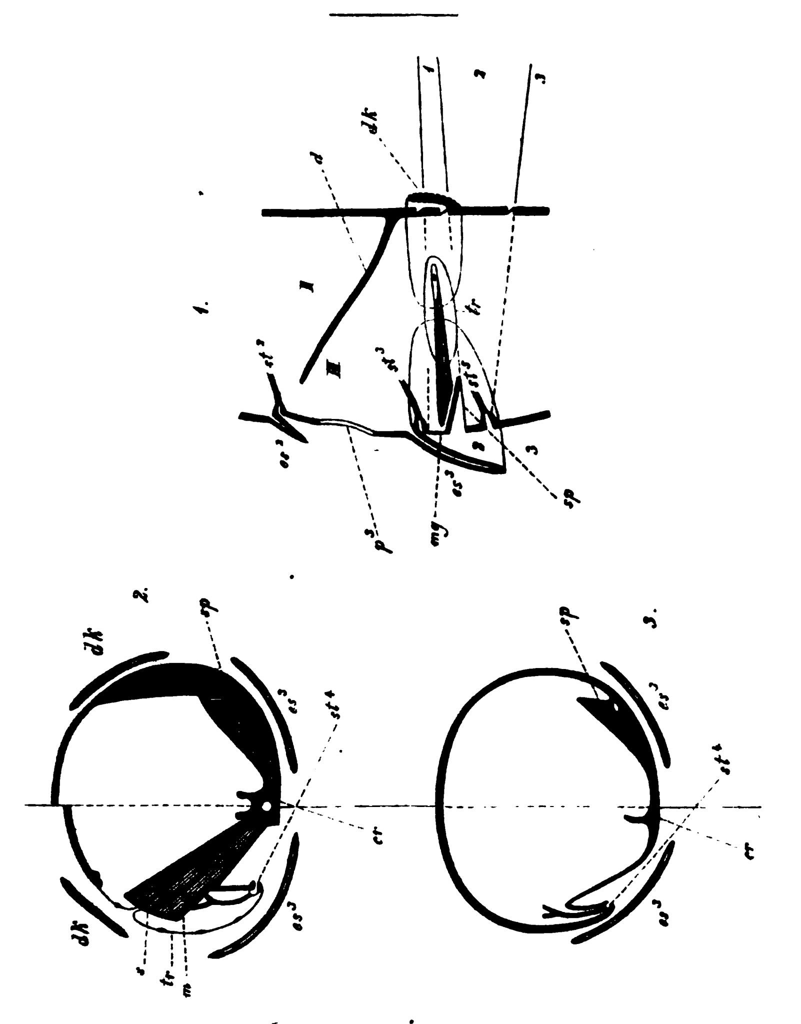
Der Freundlichkeit des Herrn Targioni-Tozzetti verdanke ich eine Reihe mit Sorgfalt in Alkohol conservirter Exemplare von Cicada plebeja. Ich habe sie in Betreff des Tonapparates mit der anderen Art verglichen und finde erstlich, dass die Beschreibung, welche Lepori giebt, ausschliesslich für diese grössere Art zutrifft, ferner, dass die Zeichnung von Landois, welche nach den Befunden an C. orni nur schwer verständlich ist, sich auf C. plebeja bei Weitem leichter beziehen lässt, also vorwiegend nur einer falschen Deutung seitens ihres Autors unterlag, endlich, dass alle irgendwie wesentlichen Theile mit Bezug auf ihren morphologischen Character völlig dieselben sind wie bei C. orni und nur in der Form abweichen. So besitzen die vom Abdomen aufsteigenden Deckschuppen eine derartige Grösse und schmiegen sich mit ihrem freien Rande, welcher bei C. orni absteht, so eng an den Thorax an, dass Lepori den Fehler begehen konnte, sie statt für Duplikaturen für die eigentliche Körperwandung zu nehmen und darum gar nicht besonders zu erwähnen. In der Zeichnung von Landois fehlt der Trommelmuskel gänzlich; er wird auch wohl an dem offenbar schlecht conservirten Thier nicht mehr vorhanden gewesen sein, da er sonst nicht hätte übersehen werden können. Die Lage der

Digitized by Google

Stigmen ist dieselbe wie bei der anderen Art; auch das Diaphragma ist vorhanden. Wegen der Episternite vergl. oben p. 83 Anm. 7.

Berlin, 25. November 1876.

---




**Erklärung der schematischen Zeichnungen.**

Fig. 1. Längsschnitt in der Breite der Episternite geführt. Die römischen Zahlen bezeichnen die Segmente des Thorax, die arabischen die des Abdomens. Trommelhaut und Tonmuskel sind eingezeichnet.

*es*, Episternit,

*st*, Stigma,

*d*, Diaphragma,

*p*, Einlenkungsstelle des dritten Beines,.

Digitized by Google

*dk*, Deckklappe,

*tr*, Trommelhaut,

*sp*, Spiegelhaut,

*mg*, membrana gialliccia = Verbindungshaut zwischen Metasternum und Abdomen.

Fig. 2. Zwei halbe Querschnitte durch den ersten Hinterleibsring des Männchens, und

Fig. 3. dieselben durch den nämlichen Ring des Weibchens geführt. Die auf der rechten Seite befindlichen Halbschnitte verlaufen näher dem hinteren Ende des Segmentes, die auf der linken mehr in der Mitte.

*m*, Tonmuskel,

*cr*, crista sterni,

*s*, Sehne des Tonmuskels.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

---

Digitized by Google

# Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden.

Von

Dr. **August Weismann,**
Professor in Freiburg im Breisgau.

Theil II, III u. IV.

---

Mit Tafel VII—XI.

---

Von den hier folgenden Abhandlungen II, III und IV zur Naturgeschichte der Daphnoiden[1]) schliesst sich die zweite unmittelbar an die früher publicirte Abhandlung über die Bildung der Wintereier eines Polyphemiden, der Leptodora hyalina, an. Aus diesem Grunde habe ich sie den anderen vorangestellt. Hätte ich die drei Untersuchungen ihrer Abschlusszeit nach ordnen wollen, so würde die umgekehrte Reihenfolge herausgekommen sein, denn Nr. IV war bereits im Herbst 1875 druckfertig, wie denn die zu Grunde liegenden Versuche sämmtlich im Herbst 1874, im Winter und bis in den Sommer 1875 hinein angestellt wurden. Auch die beiden andern Abhandlungen waren schon im Winter 1875—76 vollständig niedergeschrieben und alle drei sollten ursprünglich im zweiten Heft des XXVII. Bandes dieser Zeitschrift erscheinen, als mir neue Beobachtungen wahrscheinlich machten, dass die bei der Eibildung von Leptodora beobachteten Resorptionserscheinungen nicht, wie ich bisher geglaubt hatte, isolirt

1) Wenn ich in der Ueberschrift für die Ordnung der Wasserflöhe den alten Namen der Daphnoidea beibehalte, statt mich des bei den Fachmännern heute gebräuchlicheren der Cladocera zu bedienen, so geschieht es nur deshalb, weil er der bei Weitem bekanntere ist. Ich unterscheide somit die Ordnung als Daphnoidea, der dann die beiden Familien der Daphnida und Polyphemida untergeordnet sind. Im Text wird übrigens auch der Ausdruck Cladocera als Synonym von Daphnoidea gebraucht werden.

Digitized by Google

daständen bei den Daphnoiden, sondern vielmehr eine weite Verbreitung und grosse Bedeutung unter ihnen besässen. Die Untersuchung der Eibildungsvorgänge wurde deshalb von Neuem aufgenommen und bestätigte diese Vermuthung.

Dadurch verzögerte sich der Abschluss des Ganzen, die Veröffentlichung musste gegen den Wunsch des verehrten Herrn Verlegers von einem Heft der Zeitschrift zum andern verschoben werden und ich hätte sie am liebsten um ein weiteres ganzes Jahr hinausgeschoben, wenn nicht an der neu durchgearbeiteten Abhandlung II die beiden anderen, längst abgeschlossenen, dran gehängt hätten und durch Tafeln und Text bereits so mit derselben verquickt gewesen wären, dass eine Abtrennung nicht mehr wohl möglich war. So wurde denn der Abdruck aller drei Untersuchungen im 1. Heft des XXVIII. Bandes (dem vorliegenden) beschlossen und ausgeführt; am 11. November 1876 ging das Manuscript nach Leipzig ab.

Ich würde diese Entstehungsgeschichte nicht erwähnen, wenn ich nicht an demselben 11. November mit einer »vorläufigen Mittheilung« von Hrn. Claus überrascht worden wäre, in welcher derselbe sich beeilt hat, die Resultate einer Arbeit über Polyphemiden anzukündigen. Allerdings berühren sich viele der Claus'schen Resultate mit den meinigen nicht, soweit sich dies aus der »vorläufigen Mittheilung« ersehen lässt, nur die Ergebnisse meiner Abhandlung III sind theilweise auch von Claus gefunden worden, wie es denn für einen so geschickten Untersucher kaum möglich war, die Ernährung der Embryonen durch die Mutter zu übersehen, wenn er mit den heute sich bietenden Hülfsmitteln diese Polyphemiden einer Untersuchung unterzog. Die Allgemeinheit der Erscheinung indessen, die Thatsache, dass sämmtliche Daphnoiden ihre Sommereier in nahrungsreichem Fruchtwasser zur Entwicklung bringen, dass somit die ganze Fortpflanzungsweise mittelst Sommereier auf wirklicher Brutpflege beruht und die Verhältnisse der Polyphemiden nur eine Steigerung der Ernährungs-Vorrichtungen der übrigen Daphnoiden sind, wird von Claus nicht berührt.

So darf ich hoffen, dass auch meine Abhandlung III nicht als überflüssig betrachtet werden wird. Ihre Ergänzung wird sie in Hrn. Claus' Abhandlung insofern finden, als dieser auch die beiden marinen Polyphemiden in die Untersuchung gezogen hat.

Im Interesse der Wissenschaft wäre es wohl zu wünschen gewesen, dass meine und die Claus'sche Arbeit nacheinander, statt gleichzeitig erschienen wären, indessen lag es nicht in meiner Macht,

Digitized by Google

diese Coincidenz zu verhindern, da ich von der Absicht des Hrn. Claus, mir auf das gewählte Arbeitsfeld zu folgen, keine Kunde hatte. Herr Claus allerdings wusste aus freundschaftlichen Briefen von mir seit langer Zeit, dass ich mit ausgedehnten Untersuchungen über Daphnoiden beschäftigt war und dass ich an der Veröffentlichung derselben arbeitete. Es begreift sich indessen leicht, dass ihn dies nicht abhalten konnte, von dem gewiss schon längst gehegten Plane abzustehen, seine alten Untersuchungen über Evadne wieder nachzuuntersuchen, als er dadurch des Vortheils verlustig gegangen wäre, Einiges von dem, was mir die Arbeit inzwischen ergeben hatte, selbst zu finden und zuerst auszusprechen.

Freiburg im Br., 23. Nov. 1876.

Weismann.

---

# II.

## Die Eibildung bei den Daphnoiden.

In der ersten dieser Abhandlungen wurde die Bildung der Wintereier bei der Gattung Leptodora einer eingehenden Untersuchung unterzogen, in dieser zweiten soll die Eibildung der übrigen Daphnoiden behandelt werden, um auf diese Weise zu einem Gesammtbild der betreffenden Vorgänge innerhalb dieser Thiergruppe zu gelangen.

Wohl könnte es Manchem scheinen, als ob das so manches Mal schon behandelte Thema nun endlich erschöpft sein müsse und eine abermalige Darstellung nicht mehr lohne, wer indessen sich auch nur die merkwürdigen Vorgänge vor Augen hält, welche für Leptodora in der ersten Abhandlung geschildert wurden, der wird zugeben, dass mindestens das Eine nothwendig war: eine Prüfung der übrigen Daphnoiden daraufhin, ob nicht auch bei ihrer Eibildung ähnliche Vorgänge eine Rolle spielen.

Es wird sich in der Folge zeigen, dass dem in der That so ist, dass das Moment der Resorption einer grösseren Menge von Keimzellen zu Gunsten der wachsenden Eizelle eine weite, wenn auch nicht eine allgemeine Verbreitung bei den Daphnoiden besitzt, dass somit hier ein bisher kaum geahnter Factor mit in Betracht kommt, dessen wahre Bedeutung nur durch eine möglichst genaue und vielseitige Feststellung seiner Erscheinungsformen sicher gestellt werden kann.

Digitized by Google

Weit entfernt, bereits abgeschlossen zu sein, wird deshalb die Eibildung der Daphnoiden auch nach den Mittheilungen, welche ich hier geben kann, noch weitere Forschung nöthig machen und in hohem Grade lohnen. Denn ich habe Vieles noch offen lassen müssen und nur an einzelnen Puncten einen vielleicht nahezu vollständigen Abschluss erreicht.

Uebrigens schien mir eine erneute Bearbeitung der Daphnoiden-Eibildung nicht nur deshalb nothwendig, weil ganz neue Gesichtspuncte dabei zu verfolgen, und neue Erkenntnisse in dieser Richtung erst zu sammeln waren, sondern auch deshalb, weil selbst das bereits Erkannte nicht zugleich auch wirklich bekannt, und in Fleisch und Blut der Wissenschaft übergegangen ist.

Ganz besonders bezieht sich diese letzte Bemerkung auf die Entdeckung P. E. Müller's [1]), dass das Ei der Daphnoiden nicht aus einer, sondern aus je vier Keimzellen hervorgeht, also aus Keimzellgruppen, oder wie ich sie kurz nennen will aus Keimgruppen, von deren jeder eine Zelle zum Ei wird, die übrigen aber ihr als Nahrung dienen.

Die Beobachtungen dieses Forschers sind dänisch geschrieben und wenn auch von einer lateinischen »Repetitio brevis« begleitet, doch in einer Zeitschrift abgedruckt, welche eben wegen des dänischen Textes der meisten darin enthaltenen Abhandlungen eine nur sehr beschränkte Verbreitung besitzt. Darin wird der Grund liegen, warum die Müller-sche Abhandlung zwar öfters citirt wird, ihr Inhalt aber, selbst in seinen wesentlichsten Puncten bis in die neueste Zeit, d. h. bis zu meiner Abhandlung über Leptodora hyalina [2]) beinahe völlig unbekannt geblieben ist. In unsern besten Lehrbüchern der Zoologie war bis dahin kein Wort von der in vieler Beziehung so interessanten Eientwickelung der Daphnoiden zu lesen und selbst Hubert Ludwig [3]) in seiner vortrefflichen, ganz speciell auf die Eibildung gerichteten und gerade in Bezug auf Literatur sehr umfassenden Arbeit kennt die betreffenden Angaben nicht, sondern polemisirt gegen die durch Müller längst berichtigten Ansichten Leydig's über die Existenz von Dotter- und Keimstöcken bei den Daphnoiden. Auch v. Siebold würde gewiss nicht unterlassen haben, die schon 1868 veröffentlichten Angaben Müller's zu erwähnen, wenn er sie gekannt hätte, als er 1871 in seinen

1) Bidrag til Cladocernes Forplantnings-Historie. Naturhistorisk Tidskrift. Kjöbenhavn 1868—69. p. 295.

2) Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Leipzig 1874.

3) Ueber die Eibildung im Thierreich. Würzburg 1874.

Digitized by Google

»Beiträgen zur Parthenogenesis« die so ganz ähnliche Follikelbildung bei Apus beschrieb.

Noch in allerjüngster Zeit hat sich CLAUS über die Eibildung der Daphniden geäussert, ohne über das von seinem Vorgänger Geleistete orientirt zu sein. Obgleich derselbe in seiner Abhandlung [1]) die Arbeit von MÜLLER citirt, so kann er doch keine oder nur eine sehr oberflächliche Einsicht von derselben genommen haben, da er einerseits Irrthümer vorbringt, welche MÜLLER glücklich vermieden hatte, andrerseits MÜLLER zwar richtig verbessert, aber ohne die entgegengesetzte Ansicht desselben und damit die Tragweite der eigenen Beobachtung zu kennen.

Wenn nun auch ein derartiges bewusstes Ignoriren einer grundlegenden Arbeit kaum Billigung finden wird, so bin ich andrerseits doch weit entfernt, den oben erwähnten Autoren einen Vorwurf daraus zu machen, dass ihnen die Existenz der MÜLLER'schen Arbeit unbekannt blieb. Vielmehr habe ich die Thatsache nur zu meiner eigenen Rechtfertigung erwähnt, wenn ich auch solche Puncte wieder berühren werde, welche schon von MÜLLER dargelegt worden sind.

Es stellt sich in diesem Fall recht eclatant wieder von Neuem heraus, ein wie grosser Verlust das freilich historisch berechtigte und unvermeidliche Aufgeben der lateinischen Sprache als Sprache der Wissenschaft für diese ist. Wenn man heute anfängt, statt wie bisher vorwiegend nur in den vier grossen europäischen Cultursprachen [2]) auch noch in allen andern Sprachen zu schreiben, deren Völker wissenschaftlich produciren, so ist dies zwar für die Schreibenden ohne Zweifel bequemer, für die Wissenschaft aber ist es sicherlich keine geringe Schädigung. Denn sollte Jeder so viel Sprachen erlernen, als Völker wissenschaftlich produciren, so würde wenig Zeit und Kraft übrig bleiben für eigne Production. Geschieht dies aber nicht — wie es denn sicherlich mit der Zeit immer weniger ausführbar wird — so muss der Fortschritt der Wissenschaft demnächst dem Thurmbau von Babel gleichen: man wird sich nicht mehr verstehen, man wird auf der einen Seite nicht mehr wissen, was auf der andern geleistet ist. Jedenfalls wird eine ganz unnütze Kraftvergeudung die Folge sein, denn eine Ent-

1) »Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden etc.« Diese Zeitschr. Bd. XXVII, p. 362.

2) Wohl sind auch früher schon dänisch und holländisch geschriebene Abhandlungen erschienen, aber bei allen bedeutenderen Entdeckungen folgte ihnen beinahe ausnahmslos eine Publication gleichen Inhalts in deutscher, französischer, englischer oder italienischer Sprache.



Digitized by Google

deckung, welche nicht dem Gesammtbewusstsein der Wissenschaft einverleibt wird, ist so gut, wie nicht gemacht, sie muss einfach noch einmal gemacht werden.

Es kam mir somit darauf an, einmal die MÜLLER'sche Entdeckung zur Geltung zu bringen, dann aber vor Allem zu untersuchen, ob dieselbe für alle Cladoceren Gültigkeit besitze. Aus diesem Grunde untersuchte ich eine ziemliche Zahl von Arten und Gattungen aus den verschiedenen grösseren systematischen Gruppen und es wird sich im Verlauf der Untersuchung zur Genüge herausstellen, wie wichtig dies ist und wie vorsichtig man mit Analogie-Schlüssen auf diesem Gebiete sein muss.

Schon MÜLLER selbst wies darauf hin, dass der von ihm entdeckte Modus der Eibildung möglicherweise nicht allen Cladoceren zukomme, er hielt es für wahrscheinlich, dass bei den Polypheminen und bei der Gattung Moina nicht wie sonst je vier Keimzellen zur Bildung eines Eies verwendet werden, sondern dass eine jede Keimzelle zum Ei wird. Die Entscheidung darüber schien mir nichts weniger, als gleichgültig, denn sie versprach in doppelter Weise eine tiefere Erkenntniss der Ursachen des Keimgruppen-Modus, in physiologischer und in phyletischer Richtung. Von ersterem Standpuncte aus schien die sehr geringe Menge von Dotter, welche die Sommereier von Moina und Polyphemus enthalten, die Annahme MÜLLER's zu stützen; jedenfalls war man nicht berechtigt, von vornherein eine in den wesentlichen Puncten uniforme Eibildung bei allen Daphnoiden anzunehmen. Werden doch auch die Eier der Insecten theils unter Beihülfe von Nährzellen, theils aber ohne solche gebildet. Auch ist wohl anzunehmen, dass der Modus der Eibildung mittelst Keimgruppen sich aus einer einfacheren Form der Eibildung müsse entwickelt haben und man konnte die Hoffnung hegen, noch Spuren der letzteren aufzufinden.

Ich will gleich hier aussprechen, dass diese nicht mehr vorhanden sind; es giebt keine einfachere Art der Eibildung mehr bei den Daphnoiden, als die durch Keimgruppen, wohl aber giebt es complicirtere. Wie oben bereits angedeutet wurde kommen ganz analoge Resorptions-Vorgänge, wie sie früher bei Leptodora beschrieben wurden, auch bei andern Daphnoiden vor und sie machen dort denselben complicirten Resorptions-Apparat nothwendig, der bei Leptodora in so auffallender Form uns entgegentritt.

Ich beginne mit einer Darstellung vom Baue des Eierstocks und der physiologischen Bedeutung seiner Theile und lasse

Digitized by Google

...uf diejenige der Eibildung bei den einzelnen Familien und ...ungen nachfolgen.

In diesem zweiten Abschnitt sollen übrigens nicht allein die Vorgänge dargestellt werden, durch welche die Keimzelle zur Eizelle wird, sondern auch jene, durch welche die Eizelle erst zum Ei sich gestaltet: die Vorgänge der Hüllenbildung. Es wird sich dabei herausstellen, dass die Bildung von Schalen und andern Hüllen um das Ei der Daphnoiden bei Weitem nicht so uniform ist, als man allgemein annimmt, dass vielmehr das Winterei in sehr verschiedener Weise vor äussern Schädlichkeiten geschützt wird, bald durch Einschluss in einem Ephippium, bald durch grosse Derbheit und Schichtenbildung der Dotterhaut, bald durch Umhüllung derselben mit einer dicken und klebrigen Gallertschicht. Es wird sich dabei der schon oft erprobte Satz von Neuem bestätigen, dass keine Einrichtung unvermittelt entsteht, dass auch die eigenthümliche Umbildung der mütterlichen Schale zu einer schützenden Eihülle, dem Ephippium, nicht plötzlich und unvermittelt in der Phylogenese aufgetreten ist, sondern dass heute noch Daphniden leben, deren Schale, ohne eine Umgestaltung zu erfahren, den abgelegten Eiern als schützende Decke dient.

## Der Eierstock der Daphnoiden.

Der Eierstock tritt bei den Daphnoiden in zwei Formen auf, die sich ohne vermittelnde Uebergänge gegenüberstehen, die sich aber ohne Schwierigkeit aus einer gemeinsamen Grundform ableiten lassen.

Bei allen Daphnoiden liegen die Eierstöcke zu beiden Seiten des Darmes mehr oder weniger genau in der Längsrichtung des Thiers und an ihrem hintern Ende entspringt der Eileiter, der überall ganz hinten in den Brutraum einmündet. Die Verschiedenheit des Baues beruht darauf, dass bei der einen Artengruppe das Keimlager im vordersten Theile des Eierstocks, bei der andern im hintersten liegt, dass somit im ersten Falle Keimlager und Oviduct die entgegengesetzten Pole des Organs bezeichnen, während sie im andern unmittelbar nebeneinander liegen.

Zu der ersten Gruppe gehört die Unterfamilie der Sidinae, zu der zweiten alle übrigen Cladoceren, also die vier Unterfamilien der Daphninae, Lynceinae, Leptodorinae und Polypheminae.

Bei beiden Ovarialformen kann man dieselben Abschnitte des Eierstocks unterscheiden.

Als Keimlager bezeichne ich hier, wie schon früher bei Leptodora den Theil, in welchem noch keine Gruppirung der Zellen einge-



Digitized by Google

treten ist, sei es nun, dass sich innerhalb desselben noch eine »Keimscheibe« unterscheiden lässt, oder nicht. Ausser bei Leptodora ist es mir bei keiner Daphnoide gelungen, diese letztere zu constatiren, dort aber besteht sie, wie ich mich von Neuem wieder überzeugt habe, und zwar als eine rundliche, amöbenartig ihre Gestalt ändernde Scheibe freien Protoplasma's mit sehr zahlreich eingestreuten Kernen, welche nachweislich frei in dem flüssigen Protoplasma schwimmen. Ich betone dies ausdrücklich, weil es neuerdings von Claus in Zweifel gezogen wird (a. a. O. p. 391). Es handelt sich hier sicherlich nicht um »frühzeitig selbstständig gesonderte Zelleinheiten«, wie durch die in Abhandlung I (p. 105 und 106) mitgetheilte Beobachtung tanzender Bewegungen dieser Kerne wohl über allen Zweifel festgestellt ist. Wohl aber gebe ich gern zu, dass das, was wir bei den übrigen Daphniden vom Keimlager sehen wirklich schon Zellen sein können, wenn es vorläufig auch noch nicht gelungen ist, den sichern Nachweis dafür zu führen, der schliesslich wohl auch nicht von sehr wesentlicher Bedeutung ist. Dass eine »Keimscheibe« nur bei der einen Gattung Leptodora zu finden, ist freilich auffallend genug und hätte mich längst an meiner Deutung dieses Gebildes irre gemacht, wenn ich dasselbe nicht an jedem Individuum genau in derselben Weise als integrirenden Bestandtheil des Keimlagers wiederfände und zwar stets bei jungen Thieren überfüllt mit Kernen, bei alten, am Schluss ihrer Fortpflanzungsthätigkeit angelangten nur mit spärlichen Kernen versehen.

So viel steht jedenfalls fest, dass sich bei allen Cladoceren im Keimlager eine grosse Anzahl von Keimzellen bildet, welche zuerst ohne bestimmte Anordnung eine compacte Masse darstellen, dann aber zu jenen, zuerst von P. E. Müller erkannten Gruppen zusammentreten, den Keimzellgruppen oder Keimgruppen.

Diese Keimgruppen, aus deren jeder unter Umständen ein Ei hervorgeht, liegen zuerst noch unregelmässig oder wenigstens mehrzeilig geordnet nebeneinander und man kann diesen Abschnitt des Eierstocks — wie ich es früher bei Leptodora aus praktischen Gründen gethan habe — als Keimstock dem Keimlager gegenüberstellen. Eine scharfe Sonderung ist übrigens nicht thunlich, denn keineswegs überall präsentiren sich die jüngeren Keimgruppen so selbstständig, als ein besonderer Abschnitt des Ovariums, wie dort.

Auf den Keimstock folgt nun der Abschnitt, welcher die älteren Keimgruppen, d. h. die reifenden Eier enthält. Bei Leptodora stellt er sich als eine Reihe von Kammern dar, deren jede eine Keimgruppe einschliesst, aber auch die Kammerbildung tritt durchaus

Digitized by Google

...cht überall so scharf hervor, wie dort, und so ist vielleicht der von Claus neuerdings vorgeschlagene Name »Eibehälter«, weil allgemeiner, für diesen Abschnitt des Ovariums dem von mir für Leptodora angenommenen der Kammersäule vorzuziehen. Ob das Aussehen von Kammern zu Stande kommt oder nicht, hängt lediglich davon ab, ob die dünne Ovarialscheide sich zwischen die einzelnen reifenden Keimgruppen einsenkt oder nicht; eine wirkliche Follikelbildung mit geschlossener Epithelschicht wie bei den Insecten kommt hier nirgends vor.

Der Unterschied zwischen den Ovarien der ersten und der zweiten Art besteht nun lediglich in der Richtung, in welcher die drei Hauptabschnitte des Eierstockes aufeinander folgen. Bei den einen (Sidinen) bildet das Keimlager den vordersten Abschnitt, darauf folgt der Keimstock, weiter nach hinten und zu hinterst der Eibehälter. Letzterer grenzt somit unmittelbar an den Eileiter, und die reifen Eier können ohne Schwierigkeit ihren Weg in den Brutraum nehmen.

Bei der Mehrzahl der Cladoceren aber folgen sich diese Abschnitte in umgekehrter Richtung: zu hinterst das Keimlager, davor der Keimstock und ganz vorn der Eibehälter. Da nun auch hier der Eileiter sich an das Hinterende des Eierstocks ansetzt, so müssen die reifen Eier durch oder neben dem Keimstock und Keimlager vorbei sich quetschen und so den Oviduct gewinnen, wie ich dies bei Leptodora des Näheren auseinander gesetzt habe.

Beide Eierstocksformen lassen sich nicht auseinander, sondern nur aus einer gemeinschaftlichen Grundform ableiten und diese liegt uns heute noch in den Ovarien der Embryonen und ganz jungen Thiere vor. Sowohl bei Sidinen, als bei allen anderen Cladoceren wird das Ovarium als ein kleiner ovaler oder länglicher Körper angelegt, an dem noch keinerlei Abschnitte zu unterscheiden sind. P. E. Müller hat bereits das Ovarium von Leptodora-Embryonen als einen ovalen Körper aus protoplasmatischer Grundsubstanz mit eingestreuten Kernen bestehend beschrieben und ich kann seine Angabe für Leptodora bestätigen und hinzufügen, dass bei Sida (Fig. 48 *A*) das Organ sich nur durch die länger gestreckte Gestalt von Leptodora unterscheidet, sowie bei Daphnia Pulex (Fig. 48 *B*) durch eine spindelförmige Gestalt. Feine Fäden befestigen das Vorder- und Hinterende des Organs an die Haut, aus dem hintern Faden bildet sich der Eileiter. Ich lasse ganz die Frage bei Seite, ob die Kerne des jugendlichen Ovariums nur scheinbar frei sind oder ob bereits Protoplasmahöfe sich um sie abgespalten haben, jedenfalls fehlt noch jede Bildung von Keimgruppen, es existirt also vom Eierstock nichts als das Keim-

Digitized by Google

lager. Von dieser gemeinsamen Grundform entwickeln sich nun die beiden Eierstocksarten der Daphniden dadurch, dass bei den Sidinen die Bildung der Keimgruppen am hinteren Ende dieses primären Eierstocks vor sich geht, bei den übrigen am vorderen, bei den ersten kommt Keimstock und Eibehälter hinter das Keimlager, bei letzteren vor dasselbe zu liegen. Da nun der Oviduct stets seine Lage am Hinterende des Organes beibehält, so kommen bei allen Cladoceren, mit Ausnahme der Sidinen, Keimlager und Eileiter neben einander zu liegen und die Folge davon ist jener bereits erwähnte umständlichere Ausleitungs-Mechanismus.

Diese constante Lage des Eileiters kann ihren Grund nur in der Nothwendigkeit haben, dass die Eier von hinten her in den Brutraum einströmen. Ueberall, bei den verschiedensten Cladoceren-Formen mündet der Eileiter am hinteren Ende des Brutraumes, unmittelbar vor der Verschlussvorrichtung desselben. Warum dies so sein muss, ist mir nicht ganz klar geworden, doch hängt es vielleicht mit der langen wurstförmigen Gestalt der frisch eintretenden Eier zusammen, die fast die ganze Länge des Brutraumes in Anspruch nimmt und eine in der Mitte des Brutraumes gelegene Mündung verbietet, während dieselbe ganz vorn zwar der Ausdehnung der Eier Raum bieten könnte, allein das unmittelbar davor gelegene Herz während des Eidurchtrittes störend beeinflussen würde. Ohnehin liesse sich nicht einsehen, wie eine vordere Mündungsstelle durch allmälige Umwandlung gewonnen werden könnte, wenn die mittlere für den Eidurchtritt unbrauchbar ist.

Die auffallendste Eigenthümlichkeit des Daphnoidenovariums liegt in der Bildung jener Keimgruppen, welche — wie ich schon in Abhandlung I angegeben habe — nirgends fehlen und überall aus je vier Zellen bestehen, von denen bei allen mir bekannten Cladoceren stets die dritte (vom Keimlager aus gerechnet) zum Ei wird[1]).

1) Wenn Claus (p. 390) mir die Meinung zuschreibt, die zweite Zelle jeder Keimgruppe, nicht die dritte, wie Müller angiebt, werde zum Ei, so beruht dies auf dem Missverstehen einer vereinzelten Stelle meiner Abhandlung über Bau und Lebensw. der Leptodora. Es heisst nämlich dort (p. 399): »die zweite Zelle vom blinden Ende des Ovariums aus gerechnet« werde zum Ei; das blinde Ende ist nun natürlich das dem Eileiter entgegengesetzte, dieses enthält aber bei Leptodora nicht das Keimlager; die zweite Zelle vom blinden Ende aus gerechnet ist die dritte vom Keimlager aus, ich stimme also genau mit der Angabe Müller's überein. Uebrigens gebe ich gern zu, dass diese Zählung vom blinden Ende her ungeschickt ist, gerade eben wegen der verschiedenen Lage des

Digitized by Google

Kaum minder eigenthümlich ist dann ferner die Rolle, welche das Epithel des Eierstockes spielt. Dieses Epithel ist bisher theils gänzlich übersehen, theils doch verkannt worden, und dies rührt einfach daher, dass es nur sehr ausnahmsweise in der Form eines gewöhnlichen Epithels auftritt, sondern entweder in Form kleiner, höchst unscheinbarer, zerstreut der cuticularen Ovarialscheide ansitzenden Zellen, oder aber in Gestalt mächtiger Blasen, deren blosses Aussehen nicht wohl auf die Vermuthung führen kann, dass man es mit einem Eierstocks-Epithel zu thun habe. Beide Formen gehen aber auseinander hervor und dieselbe Zelle, welche zuvor ein unscheinbarer Lückenfüller zu sein schien, schwillt später zu einer grossen Blase an, um noch später wieder in die ursprüngliche Kleinheit zurückzusinken.

In der kleinen Form sind diese Epithelzellen bisher ganz übersehen worden, in der That gelingt es auch nur sehr selten am Ovarium des lebenden Thieres, welches halbreife oder nahezu reife Eier beherbergt, eine Epithelzelle oder vielmehr deren kleinen Kern zu sehen. Erst durch Zusatz von Reagentien (schwache Essigsäure) erkennt man, dass der structurlosen Hülle hier und da zerstreut kleine, rundliche oder geschweifte Zellen ansitzen mit kleinem, ovalem, wandständigem Kern. Ganz so, wie ich dies für das Ovarium von Leptodora beschrieben habe, verhält es sich bei allen Daphnoiden in dem erwähnten Stadium der Eientwicklung: die Epithelzellen beschränken sich auf die kleinen Lücken und Spalträume, welche zwischen den eng aneinander gepressten Zellen der Keimgruppen und der Ovarialscheide übrig bleiben; daher auch ihre unregelmässige, geschweifte und einseitig zugespitzte Gestalt, sie sind gewissermassen Abgüsse jener Lücken.

So unbedeutend aber die Rolle zu sein scheint, welche diese Epithelzellen spielen — scheinen sie doch nichts weiter zu sein, als Lückenfüller — so wichtig werden dieselben zu gewissen anderen Perioden der Eibildung und zwar in doppelter Weise.

Für die erste Art ihrer Functionirung giebt die Gruppe der Daphninae das auffälligste Beispiel. Bei der Gattung Daphnia ist auch die Erscheinung, welche das Epithel hervorruft, bekannt genug, aber sie ist irrig gedeutet worden, wie ich glaube, und zwar sowohl in morphologischer, als in physiologischer Hinsicht. Sobald nämlich die den ganzen Eierstock nach vorn hin vollständig ausfüllenden reifen Eier in den Brutraum übergetreten sind, beginnt für die Epithelzellen eine ganz

Keimlagers; die Stelle ist in der That auch nur aus Versehen so stehen geblieben, während ich in allen andern Angaben stets vom Keimlager aus gerechnet und stets die dritte Zelle jeder Keimgruppe als Eizelle bezeichnet habe.

Digitized by Google

neue Thätigkeit, sie fangen an, sich mächtig auszudehnen und verwandeln sich in äusserst kurzer Zeit in grosse, wasserklare Blasen, welche bald rundlich, bald polygonal abgeplattet, wie Seifenblasen sich übereinander schichten. Man findet dann den Eierstock nicht viel kleiner, wie vorher, aber in seinem ganzen vordern und bei weitem grössten Theile mit diesen blasigen Zellen angefüllt.

Dem Aussehen nach sind diese Zellen längst bekannt, es sind dieselben Gebilde, welche LEYDIG für den »Dotterstock« hielt und ganz getreu abbildete[1]), während P. E. MÜLLER sie als blasiges Bindegewebe (»tela conjunctiva vesiculosa«) bezeichnete. Auch CLAUS beschreibt sie neuerdings und giebt sie im Bilde wieder. Wenn er sie indessen für »mächtig vergrösserte degenerirte Kerne mit aufgelöstem verflüssigtem Kernkörper« erklärt[2]), so möchte sich diese Ansicht wohl kaum als haltbar erweisen. Kerne, die für sich allein ein Gewebe darstellen, sind bis jetzt wenigstens in der Histologie unbekannt gewesen. Es ist dabei vor Allem übersehen, dass diese Blasen selbst einen ganz regulären, wenn auch kleinen, wandständigen Kern enthalten, der rundlich oder oval gestaltet ist und einen, die Gestalt des Kernes wiederholenden Nucleolus enthält. LEYDIG hat dies bereits richtig gesehen (a. a. O. Taf. II, Fig. 15); am lebenden Thier lässt es sich nur selten erkennen (nur bei ganz durchsichtigen Arten, z. B. bei Daphnia hyalina Leyd.), sehr wohl aber nach Zusatz von Essigsäure. Es kann, glaube ich, kein Zweifel darüber bestehen, dass die Blasen des entleerten Eierstocks nichts Anderes sind, als die gewaltig aufgeschwollenen Epithelzellen; diese Zellen besitzen in hohem Grade die Fähigkeit, sich mit Flüssigkeit zu imbibiren, wie dies früher schon bei Gelegenheit der Nährkammerbildung von Leptodora dargethan wurde. Ob diese Eigenschaft sie von anderen Epithelzellen abscheidet, darf wohl bezweifelt werden, da alle die Fähigkeit der Resorption in hohem Maasse besitzen und es möchte hier wohl mehr von den Druckverhältnissen im Innern des Ovariums abhängen, dass die Imbibition einen so hohen Grad erreichen kann, als von besonderen, diesen Epithelzellen vor anderen zukommenden Eigenschaften. Jedenfalls ist es bei Leptodora vollkommen sicher zu stellen, dass das kleine Plattenepithel der Ovarialscheide allmälig zu den Blasen anschwillt, dass beide also identische Gebilde sind.

Uebrigens treten die Epithelzellen in dieser blasigen Form nicht etwa blos nach der jedesmaligen Entleerung des Eierstocks von reifen

1) Naturgeschichte der Daphniden, Taf. II, Fig. 15.
2) a. a. O. p. 392.

Digitized by Google

Eiern auf, sondern wie CLAUS neuerdings richtig angegeben hat, auch schon bei der ersten Erzeugung von Eiern im jungen Thier.

Wenn ich aber auch der Darstellung, welche CLAUS von dem ersten Erscheinen dieser Blasen, ihrem Wachsthum und der Vermehrung ihrer Anzahl gegeben hat, beistimmen kann, so vermag ich doch wieder nicht mit ihm einerlei Meinung zu sein in Bezug auf die Function dieser Zellen.

CLAUS sieht die Bedeutung des »blasigen Gewebes« vornehmlich darin, dass dasselbe »die leichte Verschiebbarkeit und Beweglichkeit der Eikörper ermöglicht, das Fortrücken von Wintereiern neben einer grossen Zahl vorausliegender unreifer Eikörper (-Keimgruppen) und wiederum die Austreibung am hinteren Abschnitt des Ovariums in den Brutraum unterstützt« (a. a. O. p. 394).

Das Letztere kann wohl deshalb nicht stattfinden, weil das »blasige Gewebe« nicht mehr vorhanden ist, sobald reife Eier im Ovarium vorhanden sind. Vielmehr sind dann — wie sogleich näher ausgeführt werden soll — die Epithelzellen wieder auf kleine Lückenfüller zusammengeschrumpft. Was aber die »leichte Verschiebbarkeit und Beweglichkeit der Eikörper« betrifft, so darf nicht übersehen werden, dass es Arten giebt, bei welchen ein »blasiges Gewebe« in der Art wie bei Daphnia gar nicht vorkommt, so bei Sida, Daphnella, Leptodora, Polyphemus. Auch »das Fortrücken von Wintereiern neben einer grossen Zahl vorausliegender unreifer Eikörper« kann keine Stütze der vermutheten mechanischen Functionirung des »blasigen Gewebes« abgeben, so plausibel auch auf den ersten Blick eine solche Auffassung zu sein scheint, und so richtig die dieser Deutung zu Grunde liegende Thatsache auch ist, dass nämlich bei gewissen Daphniden stets »unreife Eikörper« vor der Wintereigruppe liegen und dem Wachsthum der Eizelle im Wege zu stehen scheinen. Wie aus der unten folgenden Schilderung der Wintereibildung bei den Gattungen Daphnia und Moina hervorgehen wird, findet nämlich ein solches Vorbeidefiliren des wachsenden Wintereies an oder neben den davor gelegenen »unreifen Eikörpern« gar nicht statt; diese letzteren lösen sich vielmehr auf und dienen zur Ernährung der Wintereizelle oder besser »Wintereigruppe«.

Am sichersten erkennt man die wahre Bedeutung der blasigen Epithelzellen, wenn man ihre Entwicklung verfolgt. Im Ovarium des reifen Embryo fehlen sie noch vollständig. Sehr bald aber nach der Geburt fangen sie an, sich bei Daphnia und Verwandten zu entwickeln und zwar vor dem Keimlager. Das Ovarium verlängert sich

Digitized by Google

nach vorn, nicht aber durch blosse Vergrösserung des Keimlagers, sondern wesentlich durch Entstehung blasiger Epithelzellen, welche rasch heranwachsen und dann die Hälfte oder selbst mehr des Ovariums bilden, wie dies CLAUS ganz richtig abbildet (a. a. O. Fig. 16). Nun gruppiren sich die Zellen des Keimlagers zu Keimgruppen, welche sich vom Keimstock loslösen und theils durch ihre eigene Volumzunahme, theils aber dadurch, dass hinter und über ihnen ebenfalls Epithelzellen anschwellen, mitten in die blasigen Zellen hineingeschoben werden (CLAUS: Fig. 18 u. 19). Einige Zeit hindurch wachsen dann beide Theile und die Epithelzellen erreichen zuletzt, wie bekannt, eine sehr bedeutende Grösse. Dann aber tritt Stillstand ein, sei es aus inneren Wachsthumsgesetzen, sei es, weil der Raum zu weiterer Ausdehnung fehlt, und nun wachsen nur noch die reifenden Eigruppen und in dem Maasse, als sie immer stärker anschwellen, drängen sie das blasige Gewebe mehr und mehr zusammen, und in Ovarien mit reifen Eiern findet sich niemals mehr eine Spur von den Blasen, sie sind vielmehr alle bis zu vollständiger Unsichtbarkeit zusammengeschrumpft, und der gesammte Raum, der vorher von ihnen eingenommen wurde, wird jetzt von den Eiern erfüllt.

Dass sie aber nicht vollständig zerstört, sondern in geschrumpftem Zustande noch vorhanden sind, beweist der vorhin schon angeführte Umstand ihres Wiedererscheinens unmittelbar nach der Entleerung der Eier. Sie müssen sich also sofort wieder mit Flüssigkeit füllen, sobald der übermächtige Druck aufhört, der vorher auf ihnen lastete.

Nun spielen sie wieder genau die Rolle, wie vorher bei der ersten Eibildung. Eine Anzahl von Keimgruppen (bei der Bildung von Sommereiern) löst sich vom Keimstock los und rückt allmälig zwischen den blasigen Zellen vorwärts, nicht immer in geschlossener Colonne, häufig auch ganz zerstreut (Fig. 13 u. 15). Die Keimgruppen wachsen nun, und es ist bekannt genug, wie rapide sie wachsen, und in demselben Maasse schrumpfen die blasigen Zellen wieder zusammen. Darf man nun daran denken, dass die Flüssigkeit, welche diese Epithelzellen enthalten, Blutplasma ist oder doch in seiner Zusammensetzung dem Blute nahe kommt, wie könnte man sich da des Gedankens erwehren, dass es sich um einen Ernährungsvorgang handelt, dass die blasigen Zellen bestimmt sind, Blutplasma herbeizuschaffen und an die wachsenden Keimzellen wieder abzugeben?

Auch CLAUS hat nicht ausschliesslich eine mechanische Bedeu-

Digitized by Google

tung der blasigen Zellen in's Auge gefasst, er erwägt den Gedanken, ob man nicht dem »grossblasigen Gewebe« des Eibehälters bei der Dotterbereitung eine wesentliche Rolle zuschreiben könne und streift damit insofern an die hier vertretene Auffassung, als diese ja auch den blasigen Zellen eine nutritive Bedeutung zuschreibt. »Man würde sich etwa vorstellen, dass dasselbe die Ueberführung der Dottersubstanz und insbesondere des Fettes aus den Säften in den Eikörper vermittele und Anhaltspuncte für diese Auffassung in dem Auftreten von Fettkugeln theils zwischen den Blasen, theils in der Flüssigkeit der Blasen selbst finden« (p. 394).

Wenn Claus diesen Gedanken wieder verwirft, so thut er es, wie mir scheint, mit Recht. In dieser Weise, d. h. als Drüsenzellen, welche Stoffe aus dem Blute abscheiden, wie sie zur »Dotterbereitung« erforderlich sind, functioniren die blasigen Epithelzellen wohl schwerlich. Allerdings finden sich zuweilen auch feste Stoffe in ihnen, und ich war selbst früher geneigt, diese als Abscheidungen der Zellen zu betrachten. Dies wäre indessen nicht richtig, denn wo kugelförmige oder anders gestaltete Ballen proteinhaltiger Substanzen oder feinkörnige Flocken eben solcher Stoffe, oder endlich Fetttropfen in den blasigen Epithelzellen sich vorfinden, da sind sie nicht aus dem Blute abgeschieden, sondern sie rühren von der Auflösung einer Keimzellengruppe her, wie solche später noch nähere Darstellung finden wird. Bei der Sommereibildung von Daphnia, welche das grossblasige Gewebe am schönsten aufweist, findet man keine festen Theile in den blasigen Zellen, vielmehr nur klare durchsichtige Flüssigkeit und dies nicht nur zu einer gewissen Periode der Eibildung, sondern vom Anfang derselben bis zum Heranwachsen der reifen Eier und dem damit verbundenen Schwinden der Blasenzellen. Wohl werden Stoffe in fester Form abgeschieden und in der Umgebung des Ovariums abgelagert, gewissermassen aufgespeichert, hauptsächlich Fett, wohl hat es auch häufig den Anschein, als lägen diese, bei Daphnia magna z. B. gelbrothen Fettkugeln im Ovarium selbst, zwischen oder in den blasigen Zellen, aber so täuschend dieser Anschein auch oft sein kann, in Wahrheit ist es immer nur das den Eierstock eng umspinnende Gewebe des Fettkörpers, welches diese Stoffe enthält und zwar zu ganz bestimmten Perioden der Eibildung in ganz besonderer Menge.

Ich glaube, dass das blasige Gewebe (Epithel) bei der Sommerei-Bildung von Daphnia und Verwandten, wahrscheinlich auch noch bei vielen anderen Daphniden die Rolle eines Ernährungsapparates spielt, aber nicht dadurch, dass es Stoffe aus dem Blute

Digitized by Google

abscheidet und in sich aufspeichert, sondern einfach dadurch, dass es Blut ansaugt, sich mit Blut füllt.

Allerdings lässt es sich nicht erweisen, dass der flüssige Inhalt der Blasen wirklich Blutplasma ist und nicht etwa reines Wasser. Aber abgesehen von der geringen Wahrscheinlichkeit der letzteren Vermuthung lässt sich die nutritive Bedeutung des »blasigen Gewebes« noch von anderer Seite her höchst wahrscheinlich machen.

Ich habe schon erwähnt, dass nicht bei allen Daphnoiden das Epithel diese exquisit blasige Beschaffenheit annimmt und kann noch hinzufügen, dass auch die Bildung der ersten Wintereier gerade bei solchen Cladoceren ohne Hülfe grossblasiger Zellen erfolgt, bei deren Sommereibildung sie am stärksten entwickelt sind: bei einzelnen Daphninae (Moina). Dies scheint gegen meine Deutung zu sprechen, denn wenn ein solcher Apparat für die Ernährung der Eier nothwendig ist, so müsste er sich überall finden, so möchte man denken.

Fasst man aber die Verhältnisse näher ins Auge, so kommt man zu einem anderen Resultat.

Was zuerst das Fehlen des grossblasigen Gewebes bei gewissen Cladoceren angeht, so stellt sich heraus, dass dasselbe zusammentrifft mit gewissen Eigenthümlichkeiten in der anatomischen Lagerung des Ovariums.

Das grossblasige Gewebe (in der Art, wie es bei Daphnia und Moina vorkommt) fehlt bei den Gattungen Polyphemus und Leptodora; bei der ersteren habe ich überhaupt niemals blasig geschwelltes Epithel beobachtet, bei der letzteren kommt es nur in der nachher zu besprechenden Form eines Resorptionsapparates vor. Bei Beiden nun besitzt der Eierstock eine ganz eigenthümliche Lage, er liegt nämlich ganz frei, unbeengt von anderen Organen und schwimmt so gewissermassen frei im Blutstrom.

Umgekehrt finden wir dagegen in der ganzen Familie der Daphninae, bei welcher das blasige Gewebe seine höchste Ausbildung erreicht, das Ovarium in seiner ganzen Länge zwischen Darm und Muskulatur eingeklemmt, jedenfalls also nur von einem sehr schwachen und dünnen Blutstrom umspült.

Es leuchtet ein, dass bei Polyphemus und Leptodora ein besonderer Apparat für Zuleitung von Blut zu den wachsenden Keimzellen überflüssig war, während andererseits die Annahme nahe liegt, dass bei der zweiten Gruppe ein so rasches Wachsthum der Keimzellen, wie es thatsächlich stattfindet, wohl erst durch Beigabe eines solchen Apparates möglich wurde, der wie ein Schwamm das Blutplasma von allen

Digitized by Google

Seiten her ansaugt, um es dann — wahrscheinlich auf den Druck der wachsenden Keimzellen hin — an diese wieder abzugeben.

Mit dieser Auffassung verträgt es sich sehr wohl, dass wir bei nahestehenden Gattungen ein ganz verschiedenes Verhalten finden. So kommt bei der marinen Polyphemiden-Gattung Evadne, nach den Abbildungen P. E. Müller's zu schliessen, ein sehr exquisites blasig aufgequollenes Eierstockepithel vor, denn ich glaube nicht zu irren, wenn ich nach Lage und Aussehen des von diesem Beobachter als besonderer Theil des Thieres beschriebene »Organum vesiculosum« für eine Reihe mächtig angeschwollener, blasiger Eierstocks-Epithelzellen halte, welche hier sich bis in den grossen Blutsinus hinein erstrecken, welcher das Herz einschliesst und welcher hier eine noch grössere Ausdehnung besitzt, als bei Bythotrephes. Evadne ist mir aus eigener Anschauung nicht bekannt, der Müller'schen Abbildung nach (a. a. O. Tab. VI, Fig. 11) muss aber hier das Ovarium eng eingepresst liegen zwischen Darm und Muskulatur, so dass es sehr erklärlich wäre, warum hier die Epithelzellen zu so auffallend grossen Blutansaugern sich entwickelt haben.

Volle Sicherheit über diesen Fall kann natürlich nur die erneute Untersuchung geben, dass jedoch die Ansicht Müller's, nach welcher das »Organum vesiculosum« gewissermassen als Balancirstange dienen und die Embryonen und Eier in der Mitte des Brutsackes erhalten soll, damit der Körper des Thieres dadurch das Gleichgewicht wahre (a. a. O. p. 239), wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, glaube ich auch jetzt schon behaupten zu dürfen.

Man kann ohne Zweifel dieser Auffassung vom Functioniren des »grossblasigen Gewebes« manche Einwürfe machen, aber von allen scheinbar widersprechenden Thatsachen habe ich doch keine gefunden, die sich nicht auflösen und bis zu einem gewissen Punct in Harmonie bringen liesse.

So könnte man fragen, warum denn in der Familie der Sidinen, die doch im Ganzen den Daphninae sehr ähnlich gebaut sind, das Epithel nicht als blutsaugender Apparat auftritt, oder auch warum nicht bei Bythotrephes, einer Gattung, deren Eierstock dicht eingeklemmt liegt zwischen dem Darm und der gerade hier aussergewöhnlich mächtig entwickelten Muskulatur der Raubbeine?

Darauf ist zuerst zu antworten, dass durchaus nicht jede vortheilhafte Einrichtung sich bei allen Mitgliedern einer Thiergruppe vorzufinden braucht, dass sogar bei nahe verwandten Gattungen anatomische Verschiedenheiten des übrigen Körpers bei der einen das Entstehen

Digitized by Google

einer solchen Einrichtung verbieten konnten, welche bei der anderen ganz wohl möglich war.

Dieser Fall scheint mir bei Bythotrephes vorzuliegen. Der Raum, in welchem hier der Eierstock liegt, ist ungewöhnlich stark von beiden Seiten her eingeengt und da zugleich auch der Ausdehnung des Organs in die Länge Schranken gesetzt sind durch die Kürze des ganzen Rumpfes, so lässt es sich wohl begreifen, dass hier einfach der Platz fehlte für Anbringung des voluminösen grossblasigen Gewebes. Sind doch selbst die Eier von Bythotrephes ungewöhnlich klein und auch der Zahl nach sehr beschränkt, und die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Art würde deshalb ohne Zweifel weniger rapide vor sich gehen, als bei anderen Daphniden, beständen nicht andere Einrichtungen, welche — wie später gezeigt werden soll — das Heranwachsen der Jungen wesentlich fördern.

Ueberhaupt darf nicht vergessen werden, dass das blutansaugende Gewebe durchaus keine unerlässliche Bedingung für die Eibildung solcher Arten zu sein braucht, deren Ovarien nur von einem schwachen Blutstrom bestrichen werden. Nur wird die Eibildung langsamer vor sich gehen, wenn die Blutzufuhr eine schwächere ist. Der Besitz des »blasigen Gewebes« ist ein bedeutender Vorschub für die Schnelligkeit der Eibildung, aus dem Fehlen desselben kann aber nicht auf die Unrichtigkeit der hier vertretenen Anschauung von seiner physiologischen Bedeutung geschlossen werden.

Was nun den anderen, scheinbar nicht stimmenden Fall angeht, so erklärt sich das Fehlen des blutansaugenden Gewebes bei den Sidinen (Sida, Daphnella, Latona und — nach der Abbildung P. E. Müller's auch Holopedium) dadurch, dass die Ovarien hier trotz der scheinbar ganz gleichen Lagerung, wie bei den Daphninen, dennoch in einem geräumigeren Blutsinus gelegen sind, wie man besonders in der Rückenansicht bei Sida und Daphnella deutlich erkennen kann.

Um schliesslich auch noch den letzten Einwurf zu berühren, den ich vorzubringen wüsste: das Fehlen der blutansaugenden Zellen bei der Wintereibildung gewisser Gattungen, so glaube ich dieses einfach dadurch erklären zu können, dass es bei der Bildung von Wintereiern überhaupt nicht auf Schnelligkeit ankommt. Es bleibt sich gleich, ob das Winterei einen Tag früher oder später fertig wird, da es sich doch erst nach Wochen oder Monaten zum jungen Thier entwickelt, bei der Bildung von Sommereiern hingegen rückt jede Stunde, um die das Ei früher in den Brutraum gelangt, auch die Geburt des jungen Thieres und damit die Hervorbringung einer dritten Generation um eben so viel

Digitized by Google

vor, und verbessert somit die Aussicht auf massenhaftes Hervorbringen von Individuen und damit auf Erhaltung der Art.

Uebrigens fehlt das blutansaugende Epithel nur bei einzelnen Gattungen aus der Gruppe der Daphninae, und auch bei diesen nur bei der ersten Hervorbringung von Eiern. Man kann auch dann ganz bestimmt nachweisen, warum dasselbe fehlt — einfach aus Mangel an Raum, wie bei der Gattung Moina im Näheren gezeigt werden soll; bei der zweiten Eiproduction, d. h. wenn das betreffende Individuum eine bedeutendere Grösse erlangt hat, tritt auch das »blasige Gewebe« auf.

Ich erwähnte oben, dass das Epithel des Eierstocks in doppelter Weise eine wichtige Rolle bei der Eibildung spiele. Die erste Art seiner Functionirung wurde soeben dargelegt, es vermittelt die Blutzufuhr zu den wachsenden Keimzellen, die andere ist wohl in ihrer Bedeutung noch höher anzuschlagen, denn das Epithel ist es, welches auch die Zufuhr gelösten Protoplasma's vermittelt.

Dass eine solche für die Eibildung unter Umständen nothwendig sein kann, suchte ich in der ersten dieser Abhandlungen darzuthun; ich suchte zu zeigen, dass ein Winterei bei der Gattung Leptodora sich niemals aus einer einzelnen Keimgruppe, geschweige denn aus einer einzelnen Keimzelle bilden könne, dass vielmehr zur Bildung eines Eies je zwei vierzellige Gruppen gehören, von denen die eine sich vollständig zu Gunsten der anderen auflöst. Ich habe gezeigt, dass es die Epithelzellen sind, welche diese Auflösung in einer sehr merkwürdigen Art vermitteln, dass sie zu schwellen anfangen, sobald die benachbarte Keimgruppe sich aufzulösen beginnt, dass dann das Protoplasma der Keimzellen amöbenartig in die Epithelzellen einwandert, sich dort auflöst und die Epithelzellen zu beträchtlicher Grösse anschwellen macht. Sie vereinigen sich dann zu geschlossener Lage und umgeben nach Art eines gewöhnlichen Follikelepithels die in Auflösung begriffene Keimgruppe, um am Ende, wenn sie alles vorhandene Protoplasma aufgenommen haben, dasselbe in flüssigem Zustande an die benachbarte Eizelle abzugeben und wieder zu ihrer früheren Unscheinbarkeit zusammenzuschrumpfen. Die Epithelzellen vermitteln also hier die Auflösung und völlige Aufsaugung derjenigen Keimzellen, welche — unfähig selbst ein Ei auszubilden — als Nährmaterial für eine andere Keimgruppe dienen sollen.

Wie ich oben bereits andeutete, kommt nun dieser Vorgang keineswegs blos bei Leptodora vor, sondern hat eine sehr weite Verbreitung. Es wird sich aus dem Folgenden ergeben, dass bei vielen Daphniden die Auflösung ganzer Keimgruppen ein nothwendiger und unerlässlichar Vorgang der Eibildung ist, und überall

Digitized by Google

wo derselbe eintritt, ist es das Epithel, welches die Auflösung vermittelt, ja selbst bei pathologischen Processen der regressiven Entwicklung, wie sie z. B. in Folge von Nahrungsentziehung eintreten, spielt ohne Ausnahme das Eierstocksepithel die Rolle eines aufsaugenden Apparates.

Nach dieser allgemeinen Darstellung vom Bau des Eierstocks und der Bedeutung seiner Theile wende ich mich zum Vorgang der Eibildung und werde denselben der Reihe nach bei den verschiedenen Gruppen der Cladoceren zu schildern versuchen.

## I. Familie der Daphninae.

Alle Daphninae besitzen diejenige Form von Ovarium, bei welcher das Keimlager ganz hinten, nahe dem Ausführungsgang liegt. Dieser selbst ist bei keiner der hierher gehörigen Gattungen direct deutlich wahrzunehmen, man erkennt ihn nur im Moment der Eientleerung. Bei allen bildet sich das Ei aus der dritten Zelle einer Keimgruppe, bei allen spielt das Eierstocksepithel eine bedeutende Rolle und zwar sowohl bei der Bildung von Sommer- als bei der von Wintereiern.

### 1. Die Gattung Daphnia.

Der Eierstock von Daphnia wurde schon von Leydig im Ganzen richtig abgebildet, wenn man davon absieht, dass der Zeichnung eine irrige Deutung der Theile zu Grunde lag und dass die Vereinigung von je vier Keimzellen zu einer Keimgruppe damals noch unbekannt war. Erst in der Müller'schen Arbeit wurde dieses Verhältniss klar gelegt und in einer nach Daphnia galeata entworfenen Zeichnung dargestellt (a. a. O. Tab. XIII, Fig. 18). Auf dieser hat die Dotterbildung bereits begonnen, feine Dotterkugeln und je ein grosser Oeltropfen sind abgeschieden, und die Eizelle überragt an Volumen bereits bedeutend die drei sie einschliessenden Nährzellen; drei solcher Keimgruppen sind vorhanden, es handelte sich also um die Bildung dreier Sommereier.

Für die Bildung der Sommereier ist diese Abbildung in der That völlig richtig und Claus irrt, wenn er bei Daphnia magna zu finden glaubte, dass in jeder der vier Zellen sich Dotter bilde. Allerdings hat es oft in der späteren Zeit der Eibildung, wenn die Nährzellen schon bedeutend geschrumpft sind, sehr täuschend den Anschein, als lägen Dotterkugeln auch in ihnen, dies rührt aber daher, dass die Eizelle mit Beginn der Dotterabscheidung die Nährzellen nach oben (dorsal) drängt und zugleich unter ihnen hinaufwächst; es hält dann oft sehr schwer, die Grenzen der Nährzellen zu erkennen, ich habe

Digitized by Google

mich aber bei Daphnia Pulex, Hyalina, Magna und Longispina zur Genüge überzeugt, dass niemals auch nur ein Minimum von Dotter in den Nährzellen entsteht, dass immer nur eine von den vier Zellen Dotter in sich abscheidet und zum Ei wird.

Ueber die Rolle, welche das Epithel dabei spielt, wurde oben gesprochen und ich bemerke nur, dass bei dem normalen Verlauf des Processes der Sommereibildung die blasig angeschwollenen, meist enorm grossen Epithelzellen keinerlei feste Stoffe ein- oder zwischen sich schliessen, vielmehr nur Flüssigkeit — nach meiner Auffassung: Blutplasma. Auch keine Fetttropfen finden sich in ihnen, wohl aber werden solche in grosser Menge in dem Bindegewebe abgeschieden, welches den vorderen Theil des Ovariums netzartig umspinnt, und es ist mir aufgefallen, dass diese Fettablagerung genau zusammenfällt mit der Periode der Dotterbildung in den Eizellen, sowie dass die Farbe der Fetttropfen genau stimmt mit der der sog. Oeltropfen der betreffenden Eier. Bei Daphnia magna und longispina sind diese orangeroth, und unmittelbar vor ihrem ersten Auftreten in der Eizelle erscheinen sie kleiner, aber sehr zahlreich in dem umspinnenden Bindegewebe, um etwas später, wenn die »Oeltropfen« in der Eizelle abgeschieden sind, wieder zu verschwinden oder doch bedeutend reducirt zu werden. Es scheint also, dass dieses Fett zuerst vom Bindegewebe, welches ganz identisch ist mit Fettkörper, aus dem Blute abgeschieden, dann aber wieder gelöst und von der Eizelle zum zweiten Male abgeschieden werde, ein Vorgang, der lebhaft an das Wachsen der Eizelle auf Kosten der Nährzellen erinnert, da ja auch hier das Protoplasma der Letzteren erst aufgelöst werden muss, ehe die Eizelle dasselbe assimiliren und wieder in den gewöhnlichen festweichen Zustand überführen kann.

Bei neugeborenen Weibchen zeigt sich das Ovarium als ziemlich langgestreckter spindelförmiger Körper, der nach vor- und rückwärts in einen feinen Faden ausläuft und durch diesen an die Haut befestigt ist. In dem völlig homogenen Protoplasma, welches die Grundmasse des Organs ausmacht, liegen ziemlich gleich vertheilt, aber noch ohne eine erkennbare Gruppirung die kleinen, gleich grossen Kerne (Fig. 48 *B*).

Schon am zweiten Tag nach der Geburt fand ich bei Daphnia magna das Ovarium bedeutend gewachsen und an seinem Vorderende eine relativ grosse, blasige Epithelzelle hervorgetreten (Fig. 57). Am vierten Lebenstag war das Ovarium bereits auf beinahe die doppelte Länge gewachsen und sein vorderster Abschnitt bestand aus drei grossen blasigen Epithelzellen. Jetzt erkennt man auch die Gruppirung der



Digitized by Google

Keimzellen im vorderen Theil des Keimlagers, welcher somit als Keimstock vom eigentlichen Keimlager unterschieden werden kann. In Fig. 58 treten deutlich drei Keimgruppen hervor, allerdings nur durch die relative Lage ihrer Kerne, nicht durch scharfe Umgrenzung der Zellengruppen selbst.

Ich verzichte darauf, die weitere Entwicklung des Organes und seines Inhaltes Schritt für Schritt darzustellen, da inzwischen Claus das Wesentlichste darüber geschildert und abgebildet hat. Mit dem Wachsthum des ganzen Thieres verlängert sich auch das Ovarium entsprechend, so zwar, dass sein Vorder- und Hinderende stets die gleiche Lage behauptet, ersteres am Vorderende des Rumpfes, dicht hinter den Mandibeln, letzteres im ersten Abdominalsegment, wie dessen Lage von Claus kürzlich bestimmt worden ist.

Nicht in demselben Maasse aber, wie das ganze Ovarium, verlängert sich auch die Keimzellen-Masse, vielmehr nimmt eine Zeit lang das blasige Epithel mit acht oder zehn grossen Blasen (zuweilen auch mehr) die ganze vordere Hälfte des Organes ein. In diese rücken nun allmälig die Keimgruppen vor und zwar in jungen Ovarien in der Regel am ventralen Rand hin, so also, dass sie dorsal Blasenzellen über sich haben. Bei Thieren, die schon einmal oder öfter geboren haben, pflegt dies nicht so zu sein, die Keimgruppen rücken dann überhaupt nicht mehr in einer Linie vor, sondern unregelmässig, oft mehrere übereinander, so dass dann ein Bild entsteht, wie es in Fig. 13 dargestellt ist. Hier stellen die Keimgruppen (*Kgr*) scharf umschriebene, nahezu eiförmige Körper dar, die mitten in dem blasigen Gewebe drin liegen, bald mehrere aneinander, bald auch ganz isolirt. Es ist wohl keine Frage, dass, wenn die oben aufgestellte Vermuthung richtig, d. h. der Inhalt der Blasenzellen Blutplasma ist, für die Ernährung der wachsenden Eizelle nicht besser gesorgt werden konnte, als auf diese Weise.

Betrachtet man die Abbildung Fig. 13, so leuchtet sofort ein, dass die Loslösung der Keimgruppen vom Keimstock und ihre Wanderung in die Masse der blasigen Epithelzellen nicht blos auf ihrem eigenen Wachsthum beruhen kann, dass vielmehr das Vorrücken der Keimgruppen zum grossen Theil darauf beruht, dass hinter ihnen neue Blasen entstehen, durch deren immer mächtigeres Anschwellen die Keimgruppe vorgeschoben wird. Ich habe wiederholt diesen Vorgang auch direct beobachtet durch successive Vergleichung eines Individuums. Nicht selten sieht man am Rande des Ovariums mitten im Keimstock eine oder zwei sehr kleine, blasige Zellen auftreten; diese sprengen dann den Keimstock gewissermassen auseinander oder besser

Digitized by Google

sie sprengen die vor ihnen gelegenen, bisher mit den übrigen Keimzellen zu einer compacten Masse verbundenen Keimgruppen von den hinter ihnen liegenden ab.

Die Dotterabscheidung in der Eizelle, der dritten vom Keimstock aus gerechnet, beginnt dann, sobald die Keimgruppe eine bestimmte, bei den verschiedenen Arten verschiedene Grösse erreicht hat, und von dem Augenblick an überflügelt die Eizelle ihre drei Nährzellen. Die letzteren schrumpfen aber nicht sofort, sondern wachsen noch eine Zeit lang, und ihre Kerne besonders halten noch längere Zeit vollkommen Schritt mit dem Kern der Eizelle. Dann aber nehmen sie ab, werden immer kleiner, bis sie den blassen Kern eng umschliessen und sich zuletzt völlig auflösen. Gerade bei Daphnia lassen sich diese letzten Vorgänge indessen nicht direct verfolgen und auch in den vorangehenden Stadien ist der Contour der stets dorsal der Eizelle aufliegenden Nährzellen oft recht schwer zu erkennen.

Soweit meine Beobachtungen reichen, geht bei der Sommereibildung aus jeder Keimgruppe, welche sich vom Keimstock losgelöst hat, ein Ei hervor. Es kommt indessen vor, dass solche Keimgruppen sich nicht entwickeln. Dann tritt ein sehr eigenthümlicher Vorgang der Auflösung ein, im Wesentlichen genau derselbe, wie ich ihn bei der Wintereibildung von Leptodora geschildert habe. Die blasigen Zellen, in welche die Keimgruppe eingebettet ist, functioniren ganz so, wie dort die ebenfalls blasig geschwellten, aber doch weit kleineren Epithelzellen der sog. »Nährkammern«. Die Zellen der betreffenden Keimgruppe wandern stückweise in die blasigen Epithelzellen hinein, schnüren sich ab, liegen zuerst als homogene, stark lichtbrechende, später als fein granulirte Kugeln oder Ballen in den Blasenzellen und lösen sich dann zu feinkörnigen Flocken auf, bis am Ende des ganzen Processes auch diese verschwinden.

Ich glaube bestimmt angeben zu können, dass eine derartige Auflösung einer oder auch mehrerer Keimgruppen keineswegs zum normalen Process der Sommereibildung gehört. Ich habe sie auch nicht sehr häufig beobachtet, aber doch wiederholt und an frisch eingefangenen, anscheinend ganz gesunden Thieren. Sie lässt sich aber auch willkürlich hervorrufen, wenn auch nicht bei allen Arten mit gleicher Leichtigkeit, und zwar einfach dadurch, dass man die Thiere hungern lässt. Derselbe Process der Resorption also, der die Wintereibildung von Leptodora und wie sogleich gezeigt werden soll, auch von Daphnia und anderen Daphniden normaler Weise begleitet, tritt hier als ein pathologischer Vorgang auf und zwar in Folge ungenügender Ernährung des gesammten Organismus. Dieselbe patholo-



Digitized by Google

gische Resorption wurde schon für Leptodora festgestellt und scheint allgemein vorzukommen.

Auch das Winterei entsteht aus der dritten Zelle einer Keimgruppe und insofern ist die Angabe Müller's richtig, dass dasselbe sich ebenso bilde wie das Sommerei. Aber das Winterei bedarf zu seiner vollen Entwicklung nicht nur der drei gewöhnlichen Nährzellen, sondern es verbraucht noch eine Anzahl anderer Keimzellen, die man im Gegensatz zu jenen dreien als secundäre Nährzellen bezeichnen kann.

Untersucht man junge Thiere, welche zum ersten Mal Eier hervorbringen, so erkennt man bei Daphnia Pulex und allen anderen Arten sehr leicht die Anlage des Wintereies und es fällt dann vor Allem die eigenthümliche Lage der Winter-Keimgruppe auf. Während nämlich reifende Sommer-Keimgruppen stets die vordere Hälfte des Ovariums einnehmen, befindet sich die Winterkeimgruppe stets im Hinterende des Eierstocks, unmittelbar vor dem kurzen Keimstock (Fig. 59). Schon Lubbock kannte diese Lage in der Höhe des fünften Beinpaares und neuerdings hat Claus wieder auf dieselbe aufmerksam gemacht, indem er zugleich die Vermuthung äussert, es möchte vielleicht stets die Winterei-Anlage »einem bestimmten, dem hinteren Blindtheil genäherten Ovarialabschnitt« angehören.

Allerdings liegt diese Vermuthung nahe genug, wenn man sieht, dass nicht nur die Gattung Daphnia und ihre nächsten Verwandten, sondern auch ferner stehende Gattungen, wie Moina, dieselbe Lage des Wintereikeimes aufweisen. Aber schon der Umstand, dass bei den Sidinen und ebenso bei den Polyphemiden Winter- und Sommer-Eikeime die gleiche Lage im Eierstock einnehmen, deutet darauf hin, dass der Grund der Erscheinung nicht etwa in einer besonderen Beschaffenheit des betreffenden Ovarial-Abschnittes liegen kann. Er liegt einfach darin, dass in der ganzen Gruppe der Daphninae secundäre Nährzellen den primären zu Hülfe kommen müssen und dass diese vor der Winterkeimgruppe liegen.

Es »können« nicht nur, wie Claus angiebt, vor der Winterkeimgruppe noch »eine geringere oder grössere Zahl Ovarialkörper für Sommereier liegen«, sondern dies ist ausnahmslos der Fall. Stets befinden sich vor der Winterkeimgruppe, so lange diese noch keinen oder nur wenig Dotter in sich abgeschieden hat, mehrere Keimgruppen, welche ihrem Aussehen nach als Sommereikeime zu betrachten sind, welche aber, wenn es zur Ausbildung des Winterkeimes wirklich kommt, in der oben bereits

Digitized by Google

kurz geschilderten Weise sich im Innern der sie einschliessenden blasigen Epithelzellen auflösen und vollständig resorbirt werden.

Nicht immer aber kommt es zur Ausbildung der vorhandenen Wintereianlage, sondern aus Ursachen, die mir noch nicht klar geworden sind, schwindet nicht selten, zu gewissen Zeiten sogar regelmässig, der Winterkeim wieder, nachdem die Dotterbildung in demselben bereits begonnen hatte, und nun entwickeln sich die vor ihm gelegenen Keimzellgruppen zu Sommereiern.

Ich werde am Schlusse der vierten Abhandlung auf dieses merkwürdige Schwinden der bereits in Entwicklung begriffenen Wintereianlage zurückkommen. Hier möge nur noch Platz finden, was ich über die weitere Ausbildung des Wintereikeimes beobachtet habe.

Schon vor der Abscheidung des Dotters kann man eine Winterkeimgruppe, abgesehen von ihrer Lage im Ovarium, an der dreieckigen Gestalt der stets ventral gelegenen Eizelle erkennen; die Beschaffenheit des Dotters beseitigt dann jeden Zweifel (Fig. 12 u. 59). Die Wintereizelle zeigt feine, bräunliche, undurchsichtige Dotterkörnchen, zuerst nur in der Umgebung des Kernes, später überall im Protoplasma, mit einziger Ausnahme einer dünnen Oberflächenschicht, die Sommereizelle aber von vornherein viel grössere, farblose, aber stark lichtbrechende Fettkugeln, wie dies bereits von Lubbock richtig gesehen worden ist.

Ueber die Zahl der Keimgruppen, welche als secundäre Nährzellen sich zu Gunsten des Wintereies bei der Gattung Daphnia auflösen müssen, kann ich mich nur mit Rückhalt äussern. Ich habe in der Regel drei solche »Nährgruppen« beobachtet und zwar bei Daphnia magna, Pulex und longispina. Zuweilen liegen aber viel mehr Keimgruppen vor der Wintereigruppe, wie dies z. B. auch Claus abbildet, dann aber lösen sie sich wohl schwerlich alle zu Gunsten des Wintereies auf, sondern wahrscheinlich entwickeln sich die vorderen unter ihnen zu Sommereiern und es kommt erst später zur Wintereibildung, doch habe ich derartige Fälle bisher nicht in ihrem ganzen Verlaufe verfolgen können.

Die Resorption der Nährgruppen erfolgt nicht gleichzeitig, sondern beginnt mit der vordersten und schreitet nach hinten weiter. So ist in Fig. 59 die vorderste Nährgruppe schon vollständig zerfallen und man erkennt nur noch ihre Reste in Gestalt rundlicher, stark lichtbrechender und homogener Protoplasmaballen (*NB*) oder feinkörniger Flocken, die nicht zwischen, sondern im Innern der blasigen Epithelzellen liegen. Die beiden andern Nährgruppen sind noch unverändert, höch-

Digitized by Google

stens zeigt die vorderste Zelle derselben die ersten Spuren der Umwandlung.

Immer trifft die Auflösung der ersten Nährgruppe mit dem Beginn der Dotterabscheidung in der Eizelle zusammen, die nun ziemlich rasch zunimmt, während sich die beiden andern Nährgruppen auch noch auflösen. Während dieser ganzen Zeit aber wächst nicht nur die Eizelle, obgleich sie am stärksten wächst, sondern auch ihre (primären) Nährzellen. Letztere erreichen eine sehr bedeutende Grösse, werden aber zuletzt von der Eizelle nach vorn und auch nach hinten zu überwachsen und fangen nun an zu schwinden. In diesem Stadium nimmt die Eizelle etwa die Hälfte der ganzen Länge des Eierstocks ein, vor ihr liegen nur blasige Zellen, in denen jetzt wieder jede Spur eines körnigen Inhalts geschwunden ist (Fig. 60). Wer deshalb erst in diesem Stadium seine Untersuchung beginnen wollte, würde von der Rolle, welche die Nährgruppen hier spielen, Nichts erfahren.

Das Weitere verhält sich ganz ähnlich wie bei der Bildung von Sommereiern, es ist ein einfacher Wachsthumsprocess der Eizelle auf Kosten der drei Nährzellen, welche zuletzt vollständig verschwinden. Auch die Epithelblasen verschwinden vollständig, sie werden wie bei der Sommereibildung von dem wachsenden Ei, hier stets nur einem einzigen, vollständig zusammengedrückt. Zuletzt wird nicht nur das ganze Ovarium von der immer stärker anschwellenden Eizelle ausgefüllt, sondern seine Wandung noch bruchsackartig in die zunächst gelegenen Hohlräume der Leibeshöhle hineingedrängt.

Es ist bekannt, dass bei Daphnia die Wintereier ausser von der Dotterhaut noch von der eigenthümlich umgewandelten Schale der Mutter eingehüllt werden, und ich kann, was den Bau dieses Ephippiums angeht, auf die eingehende Darstellung Lubbock's verweisen.

## 2. Die Gattungen Simocephalus, Scapholeberis, Ceriodaphnia, Moina.

Die drei ersten dieser Gattungen sind der Untersuchung nicht günstig; doch habe ich mich überzeugen können, dass bei allen dreien das Ovarium im Wesentlichen so gebaut ist wie bei Daphnia, sowie dass auch die Bildung der Eier ebenso vor sich geht wie dort. Es wurden untersucht die Arten Simocephalus Vetulus O. F. Müller und Serrulatus Koch, Scapholeberis Mucronata O. F. Müller, und Ceriodaphnia Quadrangula O. F. Müller.

Ein sehr viel günstigeres und in vieler Beziehung sehr interessantes Object bietet die Gattung Moina, von welcher mir Moina rectiro-

Digitized by Google

stris Baird zu Gebote stand und eine neue Art, die ich wegen des von ihren nächsten Verwandten stark abweichenden Verhaltens ihrer Samenelemente Moina paradoxa nennen will.

Wie oben schon erwähnt wurde, glaubte P. E. Müller, dass Moina in Bezug auf die Sommereier von dem Eibildungsmodus der übrigen Cladoceren abweiche: »in speciebus quibusdam (Polypheminae, Moina) ova aestiva alio modo, nondum satis explorato, finguntur; ex una modo cellula veri simile est ea exoriri«[1]).

Ich gestehe, dass mir diese Angabe vom phyletischen Gesichtspuncte aus sehr auffallend erschien. Nicht bei der Bildung von Sommereiern hätte ich das gelegentliche Vorkommen eines einfacheren, ursprünglicheren Bildungsmodus der Eier erwartet, sondern bei der Wintereibildung. Nicht die ungeschlechtliche Form der Fortpflanzung, sondern vielmehr die geschlechtliche muss nach meinem Ermessen die phyletisch ältere sein bei diesen Daphniden, hier also hätte man erwarten dürfen, bei einzelnen Arten vielleicht noch die ursprüngliche Entstehungsweise des Eies aus einer Zelle ohne Beihülfe von Nährzellen erhalten zu finden, nicht aber bei den Sommereiern.

Freilich liess sich die Sache auch umgekehrt betrachten, sobald man sich vom historischen dem physiologischen Standpuncte zuwandte. Die Sommereier der Moina-Arten und ebenso die der Polypheminae, für die Müller ebenfalls die Entstehung ohne Nährzellen als wahrscheinlich annimmt, zeichnen sich durch sehr geringe Entwicklung des Deutoplasma (Nahrungsdotters) aus. Wenn man nun in den Nährzellen Quellen der Protoplasmazufuhr für die Eizelle sehen muss, durch welche dieselbe in den Stand gesetzt wird, grössere Mengen von Dotter abzuscheiden, als sie mit dem selbsterzeugten Protoplasma zu thun im Stande gewesen wäre, so erscheint die Angabe Müller's weit weniger überraschend. Wäre diese Angabe richtig gewesen, hätte wirklich bei Moina eine jede Keimzelle die Kraft, ohne Hülfe von Nährzellen zum Sommerei zu werden, so hätte dies deshalb sicherlich nicht als ein Beweis angesehen werden dürfen, dass die Sommereier eine ältere Einrichtung seien, als die Wintereier, sondern man hätte dies als ein Wiederaufgeben der älteren Entwicklung mittelst Nährzellen ansehen müssen, welche in Folge des geringeren Dotterbedürfnisses der Sommereier eingetreten wäre.

In jedem Falle war die Entscheidung der Frage, ob hier die Sommereier aus je einer oder aus je vier Keimzellen erwachsen, von

1) Bidrag til Clad. Fortpl. p. 345.

Digitized by Google

Interesse, sowohl für die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Nährzellen überhaupt, als für die nach der Entstehung der zweierlei Eiarten bei den Daphniden.

Die Wahrheit ist nun die, dass sowohl Sommer- als Wintereier sich auch hier aus Keimgruppen bilden; es besteht in dieser Beziehung kein Unterschied zwischen ihnen.

In einem Ovarium, welches kurz zuvor reife Eier entleert hat, findet man, wie bei Daphnia, in der Regel den grössten Theil des Organs von blasigen Epithelzellen ausgefüllt (Fig. 15, *Ep*). Nur die hintere, abgestutzte Spitze wird vom Keimlager eingenommen, und am ventralen Rand des Eierstocks erstrecken sich die Gruppen der Keimzellen (*Kz*) mehr oder weniger weit nach vorn. Da sie keineswegs blos in einer Zeile liegen, sondern sich übereinanderschieben, und ausserdem die einzelnen Keimzellen eine grössere Selbstständigkeit der Form bewahren, als z. B. bei Daphnia, so ist es oft, ja meistens sehr schwer, die vier zusammengehörigen Zellen als Keimgruppe zu erkennen.

Sehr rasch wachsen diese Keimzellen heran, comprimiren die blasigen Epithelzellen und erfüllen dann ihrerseits den grössten Theil des Eierstocklumens.

Soll es nun zur Sommereibildung kommen, so entwickeln sich alle Keimgruppen, welche sich gleichzeitig vorgeschoben haben, zu je einem Ei. Zuweilen hat es dann längere Zeit hindurch ganz das Aussehen, als würde jede einzelne Keimzelle zum Ei, denn noch unmittelbar vor Beginn der Dotterbildung (Fig. 20) liegen die vier zusammengehörigen Zellen so locker nebeneinander, dass man durchaus nicht im Stande ist, ihrer Form nach, Keimgruppen in ihnen zu erkennen. Müller's Irrthum findet hierin seine einfache Erklärung [1]). Auch bei den Kernen sieht man sich vergeblich nach einem Kennzeichen für die Eizelle um. Eine jede der grossen kugligen Kernblasen enthält schon in der jungen Keimzelle mehrere Nucleoli, zuerst nur zwei bis vier, später aber, in dem Maasse, als die Zelle heranwächst, immer zahlreichere, bis zu etwa zwanzig. Jeder Nucleolus besitzt eine kleine centrale Vacuole (Nucleolinus), ist also selbst wieder eine Blase, und zwar eine ziemlich dickwandige. Die Nucleoli nehmen stets das Centrum des blasigen Kernes ein und bilden dort ein im Ganzen kugliges Conglomerat, können aber auch in Gruppen zerfallen.

1) Die Bildung der Sommereier von Moina ist inzwischen auch von Claus beschrieben worden und zwar in Uebereinstimmung mit der hier gegebenen Darstellung (a. a. O. p. 395). Die entgegenstehende Ansicht P. E. Müller's muss Claus indessen verborgen geblieben sein, da er keinen Bezug darauf nimmt.


Digitized by Google

So verhält es sich bei den Kernen der Eizelle, wie bei denen der Nährzellen. Erst die Abscheidung von Dotter lässt die Eizelle mit Sicherheit erkennen (Fig. 14, *Seiz*), am leichtesten und deutlichsten bei ganz jungen, erstgebärenden Weibchen, welche öfters nur ein einziges Ei in jedem Ovarium entwickeln. Man erkennt dann, dass auch hier die dritte Zelle, vom Keimlager aus gerechnet, zur Eizelle wird. Sie streckt sich, wird beinahe dreieckig und schiebt sich unter den andern her, während gleichzeitig im Innern ihres Protoplasmas kleine und grössere Dotterkörner sich ausscheiden, welche in weitem Bogen den Kern umgeben, so zwar, dass dieser selbst vorläufig noch in einer körnchenfreien Zone liegt. Niemals findet man hier, wie bei der Ausbildung eines Wintereies, jüngere Keimgruppen vor der reifenden Sommereigruppe, vielmehr sieht man stets den ganzen vorderen Raum des Ovariums mit blasigen Epithelzellen angefüllt (Fig. 14, *Ep*), die in dem Maasse zusammenschrumpfen, als das Ei wächst.

Solche Bilder wie Fig. 14 lassen keinen Zweifel mehr, dass nur die eine der vier Keimzellen zum Ei wird, man könnte höchstens zweifeln, ob nicht eine Verwechslung mit Wintereibildung stattgefunden habe. Allein die weitere Verfolgung der Entwicklung gewährt dagegen Sicherheit. Dasselbe Weibchen, dessen Eierstock in Fig. 14 abgebildet ist, trug zwei Tage später zwei reife Sommereier in seinem Brutraum und ebenso das Weibchen von Fig. 20 drei Tage später auf jeder Seite des Brutraumes vier Sommereier!

Der spärliche Dotter der Sommereier ist bei M. rectirostris lila oder hellblau, während der Wintereidotter ziegelroth und ganz undurchsichtig ist, bei M. paradoxa ist der Sommerdotter schwach gelblich, der Winterdotter kreideweiss. Nur bei ganz jungen Weibchen ist es die Regel, dass in jedem Ovarium nur je ein Sommerei auf einmal ausgebildet wird, bei älteren Thieren aber stets eine grössere Anzahl, 6 bis 10 und mehr, so dass dann 12 bis 20 und mehr Eier gleichzeitig in den Brutraum übertreten, die trotz ihrer Kleinheit (0,12—0,15 Mm.) dennoch oft den weiten Brutraum völlig ausfüllen und bis zu polygonaler Abplattung sich gegenseitig bedrängen.

Ganz anders bei den Wintereiern. Wie bei allen Daphninae mit Ephippium, so werden auch bei keiner Moina-Art mehr als zwei Wintereier gleichzeitig entwickelt, wie ja auch höchstens zwei in dem Ephippium Platz haben. Dem entsprechend bildet sich also stets nur eine Keimgruppe eines Eierstockes zum Winterei aus und diese nimmt stets dieselbe ganz bestimmte Lage ein, welche oben auch schon für die Wintereigruppen von Daphnia angegeben wurde, näm-

Digitized by Google

lich unmittelbar vor dem Keimlager, in der Höhe des fünften Beinpaares.

Stets findet man eine grosse Anzahl kleinerer Keimzellen den ganzen vorderen Abschnitt des Ovarium ausfüllen, sei es allein, sei es gemengt mit blasigen Epithelzellen (Fig. 19). Diese Keimzellen sind keine bedeutungslose Füllung des Ovarialschlauches, bestimmt, später nach Ausbildung des Wintereies zur Hervorbringung von Sommereiern verwandt zu werden, sondern sie bilden einen wesentlichen und unentbehrlichen Bestandtheil der Winterei-Anlage, denn sie lösen sich während des Wachsthums der Wintereizelle allmälig auf, ganz wie die drei gewöhnlichen Nährzellen, es sind mit einem Worte: secundäre Nährzellen.

Die Bildung der Wintereier zeigt demnach eine grosse Uebereinstimmung mit der von Daphnia.

Während aber dort eine genaue Verfolgung des ganzen Processes kaum möglich ist, der Undurchsichtigkeit des gleichzeitig sich entwickelnden Ephippiums halber, gelingt dies hier nicht nur sehr wohl, sondern die Lebenszähigkeit der Thiere gestattet auch, an ein und demselben Individuum den ganzen Verlauf der Eibildung zu verfolgen, ein unschätzbarer Vortheil, da damit jeder Zweifel an der Richtigkeit der Combinirung der verschiedenen zur Beobachtung gelangten Stadien wegfällt.

Am besten lässt sich der Vorgang an ganz jungen Thieren verfolgen, die zum ersten Mal Eier produciren. Schon am dritten Tag nach der Geburt erkennt man die vier Keimzellen der Winterei-Anlage, welche sich durch ihre bedeutendere Grösse, sowie durch ihre Lage an der bestimmten Stelle von allen anderen Keimzellen abheben. Auch ihre Kerne, welche jetzt schon sechs bis acht Nucleoli aufweisen, sind etwa doppelt so gross, als die Kerne der vor ihnen gelegenen Keimzellen (Fig. 39, *Weigr*). Die Zellgrenzen lassen sich übrigens in so frühem Stadium am lebenden Thier noch nicht erkennen.

Die secundären Nährzellen nun füllen dicht aneinander gedrängt als compacte Masse den ganzen vorderen Theil des langgestreckten Eierstockes aus, etwa drei Viertel seiner Gesammtlänge (Fig. 39, *sec. Nz*), sie umlagern dorsalwärts und nach vornen auch die Winter-Keimgruppe und zeigen ausser der geringeren Grösse und der geringeren Anzahl der Nucleoli keinen Unterschied von den Winter-Keimzellen. Ihre Zahl schätze ich auf 40—44, und zwar muss sie wohl bei allen Individuen ziemlich gleich sein, wenn man aus dem Volum des Eierstockes und der stets genau an derselben Körperstelle gelegenen Winter-Keimgruppe, sowie aus der gleichen Grösse der Zellen selbst einen solchen Schluss

Digitized by Google

ziehen darf. Blasiges Epithel fehlt in einem solchen Ovarium noch vollständig, ein Umstand, der für die Beurtheilung der physiologischen Bedeutung dieses merkwürdigen Gewebetheils nicht ohne Werth ist, wie dies oben bereits auseinandergesetzt wurde.

Schon in dem soeben beschriebenen Stadium reicht der Eierstock so weit nach vorn, als überhaupt Raum vorhanden ist, d. h. bis unter das Herz und unmittelbar an die vordere Grenze des Thorax. Ein weiteres Längenwachsthum desselben ist also nur bei gleichzeitigem Wachsthum des ganzen Thieres möglich. Dieses tritt denn auch ein; Thier und Ovarium nehmen gleichmässig, wenn auch nicht sehr rasch an Umfang zu und am vierten Tage nach der Geburt zeigt das Letztere das Aussehen von Fig. 40. Ausser der Volumzunahme aller Zellen, welche vor dem Keimstock (*Kst*) liegen und ihrer jetzt völlig scharfen Contourirung bemerkt man keine weitere Veränderung. Schon am fünften Tage aber (Fig. 41) zeigt sich eine bedeutende Verschiebung in der gegenseitigen Lagerung der Zellen der Wintereigruppe. Die Eizelle hat die drei Nährzellen durch ihr stärkeres Wachsthum nach oben gedrängt, während sie selbst gewissermassen aus Reih und Glied ausgetreten ist und den ganzen ventralen Rand der Keimgruppe einnimmt. In der Regel liegen indessen die vier Zellen in diesem Stadium nicht so unregelmässig, wie es zufällig gerade bei dem aus anderen Rücksichten zur Zeichnung ausgewählten Thier der Fall war, die drei Nährzellen liegen vielmehr in einer Reihe neben einander und die Eizelle sendet noch einen spitzen Fortsatz zwischen sie hinein und lässt dadurch noch erkennen, dass sie ursprünglich die dritte Zelle vom Keimlager aus gewesen ist (Fig. 19, welche indessen ein späteres Stadium darstellt).

In Fig. 41 hat auch die Dotterausscheidung bereits begonnen; um den Kern herum, aber auch schon im übrigen Protoplasma, mit Ausnahme einer dünnen peripherischen Schicht, welche bis zuletzt frei bleibt, haben sich feine dunkle Körnchen abgeschieden. Bei auffallendem Licht erscheinen sie bei Moina paradoxa gelblichweiss, bei M. rectirostris ziegelroth.

Sehr auffallend — weil es vielleicht als eine Reminiscenz aus alter Zeit aufgefasst werden darf — war mir der Umstand, dass hier auch die Nährzellen Dotter abscheiden, wenn auch nur in sehr beschränktem Maasse und nur als vorübergehende, einer späteren Auflösung verfallene Bildung. Sobald die ersten feinen Dotterkörnchen im Protoplasma der Eizelle sichtbar werden, gewahrt man deren auch in den drei Nährzellen und bald vermehren sie sich soweit, dass sie kleine unregelmässige Conglomerate bilden, welche meist hofartig den Kern umgeben. Manchmal geschieht

Digitized by Google

dies nur in einer der drei Nährzellen, gewöhnlich aber in allen (Fig. 19, *Nz 1 — 3*), immer aber so, dass bei Weitem der grösste Theil des Protoplasma frei bleibt. Auch in der folgenden Zeit nimmt die Dotterausscheidung der Nährzellen kaum noch zu (Fig. 42 *Dp'*), während die Zellen selbst noch sehr bedeutend wachsen.

Am achten Tage (Fig. 42) nimmt die Eizelle schon die ganze Höhe des Ovariums ein, hat eine spindelförmige Gestalt und ist prall mit Dotter erfüllt, der den tiefliegenden Kern nur undeutlich durchschimmern lässt. Die drei Nährzellen liegen der Aussenfläche der Eizelle auf, decken dieselbe also in ihrem oberen Theil, wie man besonders bei schräger Lage des Thieres (halber Bauchansicht) deutlich erkennt; man sieht dann auch, dass dieselben noch keineswegs im Schwinden begriffen sind, dass sie vielmehr eine weit bedeutendere Dicke besitzen, als in dem vorhergehenden Stadium.

Auch die secundären Nährzellen zeigen eher eine Vergrösserung gegen früher, aber ihre Zahl ist bereits bedeutend reducirt, ein Theil von ihnen hat sich aufgelöst. Wenn man die Figg. 40 u. 41 mit einander vergleicht, und beide, wie auch die folgenden bis Fig. 44 stellen das linke Ovarium desselben Thieres dar, so wird man darüber nicht im Zweifel bleiben können.

Uebrigens lässt sich auch der Process der Auflösung jetzt bereits direct beobachten. Seinen Beginn signalisirt das Erscheinen blasiger Epithelzellen, die zuerst schon im vorher beschriebenen Stadium auftreten, freilich noch sehr bescheiden. In Fig. 41 liegt eine einzige, kleine derartige Zelle (*Ep*) am Dorsalrand des Eierstockes zwischen primären und secundären Nährzellen, und ich habe sie stets an dieser Stelle zuerst erscheinen sehen.

In Fig. 42 sind auf der Zeichnung sechs blasige Epithelzellen sichtbar, ausser einer, die an der Spitze des Ovariums liegt, und in diesen erkennt man kuglige oder auch längliche Ballen des eingewanderten Protoplasma, theils homogen, theils von feinen Körnchen durchsetzt. Einzelne der Epithelzellen sind auch leer, d. h. nur mit Flüssigkeit prall gefüllt, und es kann dies nicht Wunder nehmen, da die Resorption sämmtlicher secundärer Nährzellen doch einen Zeitraum von 7 — 8 Tagen in Anspruch nimmt, der Process also ziemlich allmälig vor sich geht.

In dem Maasse, als die secundären Nährzellen schwinden, wachsen die primären und besonders die Eizelle. In Fig. 43 nimmt dieselbe schon vier Fünftel der ganzen Länge des Ovariums ein, drängt sich nach hinten in das Keimlager ein, welches nun zum grössten Theil auf der Eizelle liegt und soweit in dieser Abbildung nicht darstellbar war, und

Digitized by Google

schiebt sich mit seiner vorderen Spitze in den Rest von secundären Nährzellen hinein, der den vordersten Theil des Eierstockes noch ausfüllt. Die secundären Nährzellen als solche sind freilich nicht mehr vorhanden, sondern nur ihre Reste, denn Alles, was man an dieser Stelle Zellenartiges sieht, sind nicht mehr intacte Nährzellen, sondern vielmehr blasige Epithelzellen, welche die zerfallenen Reste der Nährzellen theils als »primären Nährballen« einschliessen, theils als secundäre Nährballen in ihr Inneres aufgenommen haben. Die Letzteren sind auf der Abbildung an vielen Stellen sichtbar (*sec. NB*), der Erstere dagegen lässt sich nur bei schwacher Vergrösserung und besonders bei schräger Lage des Thieres (halber Ventralansicht) erkennen als ein unbestimmt begrenzter, feinkörniger, dunklerer Fleck (*prim. NB*) im Centrum der »Nährkammer« (*Nk*), wie wir auch hier diese Stätte der Resorption bezeichnen können. In dieser Ansicht (Fig. 44) erkennt man auch sehr gut, welche bedeutende Grösse die primären Nährzellen inzwischen erreicht haben, wenn man auch ihre Grenzlinien nur an der Stelle (*z*) wahrnimmt, an welcher die Eizelle zwischen ihnen bis an die Oberfläche des Eierstockes hindurch vorgedrungen ist. Die Kerne der Nährzellen lassen sich bei dieser Lage und Vergrösserung nicht wahrnehmen, während der Kern der Eizelle durch den Contrast mit dem umgebenden dunkeln Dotter deutlich hervortritt. Die Kerne der Nährzellen sind aber auch in der reinen Seitenlage (Fig. 42) nur sehr schwer sichtbar und bei weitem nicht so deutlich, als sie in der Abbildung eingezeichnet sind.

Noch zwei Tage später findet man jede Spur der secundären Nährzellen geschwunden (Fig. 45), der Eierstock ist mit dem ganzen Thier noch erheblich gewachsen, und die Eizelle, deren Kern nun nicht mehr erkennbar ist, nimmt die ganze Länge des Organs ein. Jetzt sind auch die primären Nährzellen im Schwinden begriffen, von nun an verkleinern sie sich von Tag zu Tag bis zu vollständiger Auflösung. Dann ist das Ei fertig und wird in den Brutraum entleert, bei Moina paradoxa, auf welche sich diese Darstellung bezieht, am 17.—18. Tage nach der Geburt.

Ich habe gleichzeitig 10 Moinen von ihrer Geburt an bis zum Austritt des Wintereies in das Ephippium verfolgt und bei Allen ging der Process genau in derselben Weise vor sich. Mehrere Zeichnungen von anderen Individuen zeigen im Beginn des Processes dieselbe Anzahl von secundären Nährzellen, soweit man nach blosser Schätzung urtheilen kann, denn eine genaue Zählung ist nicht möglich. Auch Moina rectirostris zeigt dieselben Verhältnisse, wie Fig. 19 beweist, eine Zeichnung, die zu einer Zeit entstand, als mir die Bedeu-

Digitized by Google

tung der secundären Nährzellen noch nicht aufgegangen war, $1\frac{1}{2}$ Jahre vor den Beobachtungen an Moina paradoxa. Es sind deshalb auch die blasigen Epithelzellen nicht eingezeichnet worden, welche offenbar den leeren Raum zwischen Nährzellen und Ovarialscheide ausgefüllt haben.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass auch bei Wiederholung der Eiproduction der Vorgang im Wesentlichen derselbe bleibt. Da das reife Winterei das gesammte Ovarium einnimmt und einen jedenfalls nicht unbedeutenden Druck auf die Wandungen, wie auf das Keimlager ausübt, so kann die Bildung neuer Keimzellen während der Reifung des Eies keine grossen Fortschritte machen. Bilder, wie in Fig. 17, beweisen das Vorhandensein dieses Druckes, da hier, ähnlich wie bei Daphnella (siehe unten), das Winterei sich mit stumpfen Fortsätzen in die freien Räume der Leibeshöhle, in die Räume zwischen den Muskeln hineingezwängt und die Ovarialscheide zu bruchsackartigen Ausstülpungen vorgedrängt hat.

Sobald nun das Ei in das Ephippium ausgetreten ist, zieht sich die Ovarialscheide wieder auf ein mittleres Maass zusammen und ihr Lumen wird zum grössten Theil durch die unglaublich rasch anschwellenden Epithelzellen gefüllt, welche als mächtige, mit Blutplasma gefüllte Blasen sich gegenseitig polygonal abplatten und ganz ähnlich wie bei Daphnia ein äusserst zartwandiges, zusammengedrängten Seifenblasen ähnliches Gewebe darstellen.

In dieses wachsen nun die Zellen des Keimlagers vor, und zwar zuerst wiederum eine grosse Menge von secundären Nährzellen, dahinter aber die von vornherein viel grösseren vier Zellen der Wintereigruppe. Hier, wie auch bei der Bildung des ersten Wintereies lässt sich bei den secundären Nährzellen eine Zusammengehörigkeit von je vieren, also die Bildung von Keimgruppen, nicht erkennen, sie mag aber wohl dennoch bestehen, da ja auch bei der Entstehung der Sommereier die Gruppenbildung der Keimzellen besteht, aber erst zur Zeit der Dotterabscheidung deutlich hervortritt.

So darf wohl mit Bestimmtheit der Satz aufgestellt werden, dass bei der Gattung Moina nur das Sommerei aus einer einzelnen Keimgruppe hervorgeht, dass aber das Winterei stets einer grossen Anzahl von Keimgruppen bedarf, von denen eine die Eizelle enthält, alle übrigen aber nur die Bedeutung von Nährgruppen besitzen, dass somit zur Herstellung des Eies etwa achtundvierzig Keimzellen zusammenwirken müssen, von welchen siebenundvier-

Digitized by Google

zig successive sich auflösen und ihr gelöstes Protoplasma der Eizelle zuführen.

Es bleibt noch übrig, einige Worte über das Ephippium von Moina zu sagen.

Bei M. rectirostris besitzt dasselbe, abweichend von allen anderen, mir bekannten Daphninen, nur Raum für ein einziges Ei! es enthält nur eine ovale, mit dem langen Durchmesser in der Längsrichtung gestellte »Loge« (Fig. 17 *L*), die von dem aus sechseckigen Feldern gebildeten »Schwimmgürtel« eingefasst wird. Die Wand der Loge ist glatt, ohne Zeichnung und durchsichtig, von Farbe ockergelb, der Schwimmgürtel füllt sich nach dem Eintrocknen mit Luft und sieht dann schwarz aus.

Da in dem Ephippium nur ein Ei Platz hat, findet man bei M. rectirostris auch meist nur in einem Ovarium ein reifendes Ei. Nach dem Uebertritt in das Ephippium erkennt man dasselbe sehr schön als ziegelrothe Kugel im Innern der Loge.

Bei Moina paradoxa enthält das ähnlich gebaute Ephippium zwei Logen, welche wie bei Daphnia senkrecht vor einander stehen; dem entsprechend werden auch stets zwei Wintereier zu gleicher Zeit ausgebildet und man erkennt schon früh mit blossem Auge die kreideweisse, spindelförmige Eizelle im Ovarium auf beiden Seiten des Thieres.

### 3. Die Gattung Pasithea Koch.

Ich fand von dieser selten beobachteten Form die Art rectirostris vom September an bis in den November in einem Sumpfe bei Lindau und zwar sowohl Weibchen, als auch die bisher noch unbekannten Männchen. Ueber Letztere soll an einem anderen Orte berichtet werden. Von der Entwicklung der Sommereier im Ovarium ist nichts Besonderes hervorzuheben, da sie vollständig mit der von Daphnia übereinstimmt. Auch hier konnte ich mich mit aller Sicherheit davon überzeugen, dass nur in der Eizelle Dotter sich abscheidet, niemals und zu keiner Zeit der Entwicklung auch in den drei Nährzellen. Das fertige Sommerei enthält einen farblosen centralen Oeltropfen und gelbbraunen, durchscheinenden Dotter, schon bei jungen Weibchen werden je zwei Eier in jedem Ovarium ausgebildet, bei alten je sechs und mehr.

Ueber die Bildung der Wintereier habe ich leider versäumt, Beobachtungen anzustellen. Man darf nicht ohne Weiteres annehmen, dass dieselbe ganz ebenso vor sich geht, wie bei Moina und Daphnia, denn dort bildet sich stets nur ein einziges Ei in einem Ovarium

Digitized by Google

aus, während bei den älteren Weibchen von Pasithea 2 oder 3 Wintereier in einem Ovarium ihren Ursprung gleichzeitig nehmen können; ich habe deren fünf im Brutraum beobachtet. Dementsprechend sind dieselben auch relativ kleiner, als bei jenen Gattungen, sie sind oval, wie die Sommereier, entbehren des centralen Oeltropfens in dem undurchsichtigen, feinkörnigen Dotter und messen 0,24 Mm. auf 0,15 Mm. Bald nach dem Austreten aus dem Ovarium zeigen sie eine ziemlich dicke, helle Rinde aus körnchenfreiem Protoplasma. Durch Erhärten der Oberflächenschicht derselben bildet sich die Eischale.

Auffallend erschien mir ferner der mit dieser reicheren Production von Wintereiern zusammenhängende Umstand, dass Pasithea (wie auch die verwandten Gattungen Macrothrix u. A.) kein Ephippium bilden[1]).

Die Eier bleiben so lange im Brutraum, bis die Dotterhaut sich gebildet hat, dann werden sie in das Wasser entleert, eingeschlossen in der abgestreiften Haut des Thieres. Ich fand die leere Haut des Thieres, sammt Kopf und Beinen mit Wintereiern im Innern auf dem Boden des Gefässes liegen.

### 4. Die Gattung Bosmina Baird.

An Bosmina longispina Leyd. hält es nicht schwer, festzustellen, dass auch hier die Sommereier sich aus Keimgruppen bilden, deren dritte Zelle zum Ei wird. Hier, wie bei Daphnia, welcher überhaupt Bosmina sehr ähnlich ist in Betreff der Eientwicklung, zieht sich die Eizelle sehr bald ventralwärts zwischen den Nährzellen heraus und nimmt die ganze Ventralseite der Keimgruppe ein, so dass dann nicht mehr zu erkennen ist, in welcher Reihenfolge die Keimzellen ursprünglich lagen. Die Kerne der vier Zellen sind völlig gleich, auch dann noch, wenn die Dotterbildung bereits begonnen hat. Das Vorkommen von Nährkammern habe ich nicht beobachtet, ohne es indessen bestimmt läugnen zu können, da meine Beobachtungen aus einer Zeit stammen, in welcher mir die betreffenden Ernährungs-Vorgänge noch unbekannt waren.

Wintereier konnte ich bei dieser Bosmina das Bodensees niemals auffinden, obgleich ich das Thier massenweise bis in den November vor mir gehabt habe; ebensowenig Männchen.

1) Ich bemerke nachträglich, dass diese Thatsache schon P. E. Müller bekannt war, da er von seiner »secunda generum series« der Unterfamilie der Daphninae sagt: »Testae abjectae corporis, nullo ephippio, ova hiberna obtegunt«.

Digitized by Google

### 5. Die Gattung Macrothrix Baird.

Die Art, an welcher ich Beobachtungen anstellen konnte, erhielt ich aus schlammigen Pfützen der Gegend von Frankfurt a. M.; sie steht der M. rosea Jurine = Echinisca rosea Liévin am nächsten, wenn sie auch nicht völlig mit ihr übereinstimmt.

Die Eier werden im Wesentlichen auf dieselbe Weise gebildet, wie bei Daphnia, d. h. sie bilden sich aus der dritten Zelle einer Keimgruppe. Auffallend war mir nur, dass die Nährzellen hier anfänglich auch Dotterkörner ausscheiden, und zwar nicht nur — wie bei Moina — die Nährzellen der Wintereier, sondern auch die der Sommereier. In ganz jungen Keimgruppen (Fig. 21) sieht man die stark lichtbrechenden Dotterkörnchen gleichzeitig in der Ei- und in einigen der Nährzellen auftreten. Sie vermehren sich dann noch eine Zeit lang, und in etwas älteren Keimgruppen findet man in den Nährzellen kleine, ziemlich regelmässig in dem Protoplasma vertheilte Gruppen feiner Körnchen, während die Eizelle bereits von Dotter strotzt (Fig. 22). Die Körnchen in den Nährzellen schwinden später vollständig, es handelt sich also hier, wie bei Moina nur um eine abortive Dotterbildung.

Die Bildung der Wintereier wurde zwar beobachtet, ohne aber im Einzelnen verfolgt werden zu können. Sie sind weit grösser, als die Sommereier, und es scheint nur je eines gleichzeitig in die Bruthöhle einzutreten. Ein Ephippium kommt nicht vor. Beide Eiarten zeigen bei auffallendem Licht eine gelblichweisse, bei durchfallendem eine schwarze Färbung. Gleichzeitig mit der Bildung von Wintereiern traten auch die bisher unbekannten Männchen auf, über welche später berichtet werden soll.

## II. Familie der Lynceinae.

Die meisten Arten aus dieser formenreichen Familie sind für die Untersuchung der Eientwicklung sehr ungünstig, weil sie entweder ungemein klein sind oder sehr wenig durchsichtig. Ich habe deshalb nur den einen Hauptpunct festzustellen gesucht, ob auch hier die Eibildung von vierzelligen Keimgruppen ausgeht und zwar so, dass nur eine der vier Zellen zum Ei wird. Dies ist in der That der Fall, wie bei dem grossen Eurycercus (Lynceus) lamellatus und einer Reihe von anderen Arten mit Sicherheit beobachtet wurde[1]). Es ist

[1]) Inzwischen hat auch CLAUS an Pleuroxus trigonellus die Keimgruppen gesehen. Er irrt aber, wenn er angiebt, dass in allen vier Zellen derselben »gleichmässig« Dotterelemente »zur Ablagerung« kämen. Offenbar hat CLAUS die im ersten Moment seiner Deutung günstigen Bilder keiner eingehenden Prüfung unter-



Digitized by Google

auch hier die dritte Zelle, vom Keimstock aus gerechnet, welche allein Dotter ausscheidet, während die übrigen sich als Nährzellen verhalten. Das Ovarium schliesst sich an das der Daphninae an, d. h. das Keimlager befindet sich am Hinterende desselben, nahe dem auch hier nicht direct wahrnehmbaren Oviduct.

Ueber die Entstehung der Wintereier im Eierstock liess die Undurchsichtigkeit des Dotters, verbunden mit der des ganzen Thieres, nicht ins Klare kommen; dagegen erfuhr ich zu meiner Ueberraschung, dass auch hier keine Ephippien gebildet werden, sondern dass die Wintereier, meist in grösserer Zahl, in den Brutraum entleert, dort mit einer Dotterhaut versehen und sodann durch Häutung des Thieres in dem Brutraum der alten Schale abgelegt werden. Dabei trennt sich die dünne Haut des Kopfes, der Füsse und auch der ventrale Rand der Schalenklappen selbst von dem dickeren und stärker gelb gefärbten Hauptheil der Schale los, so dass nur diese als Hülle für die Eier übrig bleibt. Also eine Vorstufe zur eigentlichen Ephippium-Bildung, bei welcher die Schale durch Bildung von Logen, sowie eines Schwimmgürtels in ganz besonderer Weise für Empfang und Erhaltung der Eier umgewandelt und eingerichtet wird!

Alle diese besonderen Schutzvorrichtungen in der ausgebildeten Form, wie sie den Daphninen zukommen, fehlen bei den Lynceinen, die Verdickung der Haut über dem Brutraum aber erreicht zum Theil einen sehr hohen Grad, so bei Camptocercus Macrurus, bei welchem auch zugleich die Innenfläche der Schale an der Stelle, wo die Eier liegen, ziemlich tief schwarz sich färbt, offenbar auch eine Schutz-Vorrichtung.

Die Anzahl der Wintereier, welche gleichzeitig abgesetzt werden, ist sehr verschieden und richtet sich im Ganzen nach der Grösse der betreffenden Art. Bei dem mächtig grossen Eurycercus lamellatus findet man bis zu acht Wintereier im Brutraum beisammen (Fig. 10), bei dem kleinen Pleuroxus trigonellus nur ein einziges, bei Camptocercus Macrurus O. F. Müller, deren eines oder auch zwei. Beobachtet wurden ausserdem noch Pleuroxus truncatus

worfen. Auch mich haben derartige Bilder, wie Fig. 21 u. 22 bei Claus gar manchmal momentan irre geführt. Die Eizelle umwächst die Nährzellen, letztere liegen auf ihr und so kommt der Schein zu Stande, als befänden sich die Dotterkugeln in den Nährzellen, während sie in Wahrheit darunter liegen in der Eizelle. Ich kann bestimmt angeben, dass bei der Sommereibildung der Lynceinen, allein die Eizelle Dotter abscheidet, die Nährzellen aber zu keiner Zeit irgend welche Dotterelemente enthalten.

Digitized by Google

O. F. Müller, Acroperus Leucocephalus Koch, Chydorus Sphaericus O. F. Müller und Alona Tenuicaudis Sars. Bei allen tritt die Bildung von Wintereiern erst im October und November ein[1]), worin wohl die Ursache zu suchen ist, dass Wintereier von Lynceinen bisher noch von Niemanden erwähnt wurden, wie denn auch die Männchen nur von wenigen Arten bekannt sind.

Was die Eier selbst angeht, so unterscheiden sie sich wie bei den Daphninae von den Sommereiern durch Farbe und Beschaffenheit des Dotters; der centrale Oeltropfen, den jene besitzen, fehlt, der Dotter ist feinkörnig, undurchsichtig und von protoplasmatischer hellerer Rinde eingeschlossen, welche übrigens feine Dotterkörnchen enthält (Fig. 11 *A*). Hier, wie bei den Daphninae wird die sehr feine, einfache Dotterhaut als Cuticula vom Protoplasma abgeschieden.

## III. Familie der Sidinae.

Gestalt und Lageverhältnisse des Ovariums sind schon von Leydig für die Gattung Sida richtig angegeben und theilweise auch abgebildet worden. Bei den Gattungen Daphnella und Latona verhält es sich damit fast genau ebenso und auch die vierte bekannte Gattung dieser Familie, Holopedium, entfernt sich nur unbedeutend von dem Typus von Sida.

Das Characteristische desselben liegt darin, dass hier nicht wie bei Daphninen und Lynceinen das Keimlager das Hinterende des Organs ausmacht, sondern vielmehr dessen Vorderende. Das Ovarium stellt einen langen, cylindrischen Schlauch dar, der neben dem Nahrungscanal verläuft und hier, wie bei den Daphninen die ganze Länge des Thorax einnimmt. Bei Sida und Latona, weniger schon bei Daphnella, krümmt sich das vordere, blinde Ende des Ovariums hornförmig nach aussen und hinten um, und dieser zurückgebogene Theil enthält das Keimlager, bei Holopedium ist dies nach der Abbildung Müller's nicht der Fall, das Keimlager bildet dort die stumpfe, breite Kuppe des völlig gestreckt endigenden Ovariums.

Bei Allen bildet der Eileiter die directe, aber sehr stark verjüngte Fortsetzung des Ovarialschlauchs und krümmt sich in sanftem Bogen nach aufwärts, um mit einer etwas nach vorn gewandten, trichterförmigen Oeffnung, der Vulva (*Vv*) auf dem ersten Abdominal-Segment in den Brutraum einzumünden.

1) So wenigstens im Süden von Deutschland! im Norden wird sie um einige Wochen früher beginnen, wie ich denn auch in 700 Meter über dem Meere auf dem Schwarzwald dieselbe ebenfalls um 3—4 Wochen vorgerückt fand.



Digitized by Google

Der ganze, gerade gestreckte Theil des Ovariums dient der Reifung der vom Keimlager her vorgeschobenen Keimgruppen mit einziger Ausnahme eines kleinen Stückes unmittelbar vor dem Oviduct. Dieses aber scheint mir in genetischer, wie in functioneller Beziehung wesentlich verschieden vom übrigen Ovarium.

Genetisch gehört es zum Eileiter und entsteht mit diesem aus der Hypodermis. Ich glaube, dass man dies mit Sicherheit aus dem Befund bei jungen Thieren abnehmen darf. Bei reifen Embryonen von Sida (Fig. 48 *A*) besteht das Ovarium aus einer länglichen Protoplasmamasse mit eingebetteten Kernen; dasselbe liegt ganz vorn im Thorax und ist befestigt, wie bei Daphnia durch zwei dünne, protoplasmatische Fäden, von denen der hintere lang ist und bis an die spätere Vulva reicht. An Embryonen sieht man zwar diese Fäden nicht, weshalb sie auch in der Zeichnung weggeblieben sind — undurchsichtige Dotterkugeln verhüllen dieselben — allein bald nach der Geburt erkennt man sie deutlich und bemerkt dann, dass der hintere Faden sich mit einer bedeutenden Anschwellung an die Hypodermis ansetzt oder vielmehr mit ihr verschmilzt. Aus dieser Anschwellung nun entwickelt sich der Eileiter und der in Rede stehende Abschnitt, den ich functionell als Receptaculum seminis auffassen möchte.

Dass die Entwicklung desselben von der Hypodermis ausgeht und nicht von der Ovarialanlage, lässt sich auch in viel späteren Stadien, besonders bei Daphnella sehr schön beobachten. So zeigt in Fig. 55 *A* das rechte Ovarium noch beinahe embryonale Zustände; ausser dem Keimlager enthält es nur eine, noch sehr kleine Keimgruppe und hängt nur durch einen langen und dünnen Faden mit der Haut und der von dieser aus vorgewachsenen Anschwellung zusammen, welche ihrerseits nichts Anderes ist, als Oviduct mit Receptaculum und zwar auf genau derselben vorgeschrittenen Stufe der Entwicklung, wie im linken Ovarium, welches bereits ein nahezu reifes Ei enthält.

Erst wenn die Keimgruppen heranwachsen, rücken sie weiter nach hinten, erweitern so den vorher soliden Faden zum »Eibehälter« (Claus) und stossen schliesslich am Boden des Receptaculum an. Ovarium und Ausleitungsapparat wachsen also einander entgegen.

Ich will gleich hier schon anführen, dass dieser »Boden« des Receptaculum, der zuerst aus einer dicken Lage von Hypodermiszellen besteht, bei dem späteren Wachsthum des Thieres und damit auch des Eierstockes und seines Inhaltes sich immer mehr verdünnt, bis er zuletzt — beim Austreten der Eier in den Brutraum — völlig schwindet. Der Vorgang ist ganz analog demjenigen, durch welchen die Eier der Insecten ihre Eiröhren und Epithelfollikel verlassen; wie v. Siebold und

Digitized by Google

H. Ludwig gezeigt haben, zerfällt das Epithel des Follikels, sobald das Ei seine Reife erlangt hat.

Auch bei den Sidinen handelt es sich um den Zerfall einer Epithelschicht, nur dass nicht die ganze epitheliale Auskleidung des Receptaculum sich auflöst, sondern eben nur die Scheidewand, welche das Lumen desselben von dem des eigentlichen Eierstockschlauches trennt (*SRs*).

Was nun die functionelle Bedeutung dieses zu einer geräumigen Höhle erweiterten vorderen Abschnittes des Eileiters angeht, so muss zuerst hervorgehoben werden, dass derselbe bei Weibchen, die in Sommereibildung begriffen sind, sehr kurz und stets leer ist (Fig. 1 *A*), bei Thieren dagegen, welche Wintereier in sich entwickeln, bedeutend länger, oft doppelt so lang und darüber, als er in Fig. 3 abgebildet ist. Einen förmlichen Beweis für meine Deutung dieses Abschnittes als Receptaculum vermag ich allerdings nicht beizubringen, insofern es mir nicht gelungen ist, die sehr characteristischen Formen der Samenzellen, wie man sie im Hoden der Männchen beobachtet, auch hier nachzuweisen. Dagegen habe ich oft bei Weibchen mit nahezu reifen Wintereiern diesen Raum mit sehr blassen, zellenartigen Gebilden mehr oder weniger angefüllt gefunden, deren Natur und Herkunft nicht näher ergründet werden konnte. Dieselben waren theils ganz homogen, theils mit Körnchen durchsetzt und schienen einen kugligen Kern zu enthalten. Da wir auch bei anderen Thieren (Nematoden) wissen, dass die Samenzellen, wenn sie in den weiblichen Körper gelangt sind, wesentliche Gestaltsveränderungen durchmachen, so ist es wohl keine allzugewagte Annahme, eine solche auch hier vorauszusetzen. Jedenfalls wäre es misslich zu erklären, was anders die beobachteten zelligen Körper sein sollten und auf welchem Wege sie in das Receptaculum gelangen. Schliesslich sprechen noch zwei Puncte für meine Deutung, zuerst der Umstand, dass junge Thiere nur selten, wenn auch mitunter diese für Samen gehaltene Füllung des Receptaculum aufweisen und dann die Allgemeinheit des Vorkommens dieser taschenförmigen Erweiterung des Eileiters bei allen Gattungen der Sidinen. Der letzte Umstand ist deshalb nahezu beweisend, weil eine dieser Gattungen, Daphnella, ein Begattungsorgan besitzt, dessen sehr eigenthümlich gestaltetes Ende auf die Vulva des Weibchens genau zu passen scheint. Wer je das merkwürdige, stiefelförmige, im Verhältniss zum ganzen Thier colossale Begattungsorgan von Daphnella gesehen hat, wird kaum im Zweifel sein, dass dasselbe bestimmt ist, sich mit seiner etwas ausgehöhlten, eigenthümlich modellirten Endfläche, wie mit einem Saugnapf auf der Geschlechtsöffnung des

Digitized by Google

Weibchens festzuheften. An eine Entleerung des Samens in den Brutraum kann hier gar nicht gedacht werden, ebensowenig aber auch an eine Einführung des enormen Penis in den engen Oviduct. Wenn aber bei einer Gattung aus dieser Familie die betreffende Tasche als Receptaculum functionirt, so liegt kein Grund vor, ihr diese Bedeutung bei den anderen abzusprechen und dies um so weniger, als auch bei ihnen Stellung und Gestalt der Vulva ein Ansaugen der männlichen Sexual-Oeffnung sehr wohl ermöglicht. Bei Latona wie bei Sida ist die Vulva mit ihrer Fläche nach vorn gerichtet; wenn nun das Thier bei der Begattung den Hinterleib so stark wie möglich aus der Schale herausstreckt und zugleich nach abwärts schlägt, so sieht die Fläche der Vulva gerade nach oben und das Männchen, welches Bauch gegen Bauch am Weibchen sich festklammert, kann das eigene Abdomen so nach oben strecken, dass dessen Ventralfläche mit der Sexualpapille genau auf die Vulva zu liegen kommt. Ich habe zwar die Begattung niemals beobachten können, aber ich glaube nicht zu irren, dass sie auf diese Weise vor sich gehen wird.

Uebrigens schreibe ich, bei Sida wenigstens, diesem Receptaculum noch eine andere Function zu, die Abscheidung eines schleimigen, klebrigen Secretes nämlich, welches in sehr dünner Schicht die Wintereier überzieht.

Das Eierstocks-Epithel scheint auf den ersten Blick nur eine sehr untergeordnete Rolle bei den Sidinen zu spielen. Niemals sieht man es in Form grosser, nur mit Flüssigkeit (Blutplasma) gefüllter Blasen den halben Eierstock ausfüllen, wie bei den Daphninen. Wenn die reifen Eier in den Brutraum übergetreten sind, so füllt sich der nun leere Ovarialschlauch nicht, wie bei jenen mit Blasenzellen, sondern er fällt zusammen und erscheint dann als ein stark längsfaltiger Schlauch mit sehr kleinem Lumen.

Dennoch kann auch hier das für gewöhnlich unscheinbare, zerstreut der cuticularen Ovarialscheide anhaftende Epithel zu einer bedeutenderen Rolle sich aufschwingen. Auch bei den Sidinen nämlich gehören theilweise Resorptionsprocesse mit in den normalen Gang der Eientwicklung und diese werden stets von einem Anschwellen der Epithelzellen begleitet, welche hier, wie bei Leptodora und den Daphninen in gewissem Sinne als Aufsaugungs-Organe des Eierstockes functioniren.

Digitized by Google

## 1. Die Gattung Daphnella.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf Daphnella Brachyura Liévin, die von Leydig nur deshalb in Süddeutschland vermisst wurde, weil es ihm nicht bekannt war, dass sie, wie alle anderen »pelagischen« Crustaceen des süssen Wassers nur bei Nacht an die Oberfläche kommt, bei Tage aber in einer Tiefe von 5—20 Meter lebt[1]. Die Art ist im Bodensee, wie im Alpsee bei Immenstadt und wohl in allen am Fusse der Alpen gelegenen Seen überaus häufig, ich habe sie aber neuerdings auch in einem Sumpf in der Nähe des Bodensee's gefunden und zwar auch hier in grossen Schaaren, allein nicht in der Tiefe, sondern auch bei Tage und im hellen Sonnenschein an der Oberfläche.

Der Process der Eibildung scheint auf den ersten Blick ganz so zu verlaufen, wie ihn P. E. Müller für Holopedium dargestellt, nur insofern noch einfacher, als hier die Anzahl der Keimgruppen, welche sich gleichzeitig zum Ei ausbilden, eine viel geringere ist; es entwickelt sich, wie bei Daphnia und Verwandten, niemals mehr als ein einziges Winterei in einem Ovarium, und auch bei der Sommereibildung kommt es häufig nur zur Ausbildung einen Eies, niemals aber zu mehr als höchstens dreien.

Wenn aber auch insofern die Eibildung nach dem für die Daphnoiden allgemein gültigen Schema abläuft, dass Keimgruppen aus dem Keimlager vorrücken und ihre dritte Zelle sich unter Schwinden der anderen zum Ei entwickelt, so ist doch damit der Vorgang keineswegs erschöpft. Bei genauerem Zusehen zeigt es sich vielmehr, dass hier das Ei nicht aus einer, sondern aus mehreren Keimgruppen entsteht und zwar sowohl Sommer- als Wintereier. Ausser der Keimgruppe, deren dritte Zelle zum Ei wird, müssen noch mehrere andere Keimgruppen zur Eibildung mitwirken, indem ihre Keimzellen sich als »secundäre Nährzellen« verhalten, d. h. auflösen und ihr gelöstes Protoplasma der Eizelle zuführen. Es spielen also ähnliche Vorgänge sich hier ab, wie bei der Winterei-Bildung von Leptodora, Daphnia und Moina.

Lange Zeit hatte ich dies übersehen und erst theoretische Erwägungen führten mich zu der Vermuthung, dass es so sein müsse.

[1] Diese Thatsache ist in demselben Sommer 1874 von Forel und von mir aufgefunden, auch ungefähr gleichzeitig veröffentlicht worden. Siehe Forel, Faune profonde du Lac Léman, 2ème discours, prononcé devant la Société helvétique des Sciences naturelles à Coire le 12 Sept. 1874, p. 132, und Weismann, »Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina«. Diese Zeitschrift Bd. XXIV, 1874, p. 404. Erst im folgenden Heft derselben Zeitschrift kamen dann die Mittheilungen von Willemoes-Suhm über das ganz analoge Auf- und Absteigen der marinen, pelagischen Crustaceen, welche Forel a. a. O. in einer Anmerkung citirt.

Digitized by Google

Aus den Ergebnissen bei Leptodora hatte ich geschlossen, dass eine Keimzelle auf dem gewöhnlichen Wege der Ernährung vom Blute aus nur bis zu einer bestimmten Grenze wachsen kann, dass sie aber diese Grenze überschreitet, wenn ihr fertiges Protoplasma von anderen Zellen herzugeleitet wird.

War dieser Satz richtig und durfte man weiter annehmen, dass die Wachsthumsgrenze für die Keimzellen verschiedener Arten verschieden und zwar einigermassen proportional der Grösse des ganzen Thieres sei, so musste erwartet werden, dass mindestens die Wintereier von Daphnella sich nicht ohne Hülfe secundärer Nährzellen entwickeln könnten, denn sie besitzen im Verhältniss zum ganzen Thier eine ganz ungewöhnliche Grösse.

Dies verhält sich nun in der That so, doch lässt es sich nicht so leicht nachweisen, wie bei den früher beobachteten Daphnoiden, weil die Keimgruppen, welche jedesmal zur Bildung eines Eies zusammenwirken müssen, nicht gleichzeitig, sondern successive aus dem Keimlager vorrücken und weil es nicht möglich ist, ein und dasselbe Individuum in seiner Entwicklung zu verfolgen; die Thiere lassen sich in Gefangenschaft überhaupt nicht halten und sind ausserdem auch viel zu zart, um den unvermeidlichen Druck des Deckgläschens lange zu überleben. Einen zwar nur theilweisen, aber doch immerhin sehr willkommenen Ersatz erhält man dadurch, dass häufig die beiden Eierstöcke sich auf verschiedenen Stadien der Eibildung befinden. Dies bietet wenigstens die Möglichkeit, auch schon vor der Dotterabscheidung zu erkennen, ob es sich um Winter- oder Sommereibildung handelt, denn wenn der eine Eierstock ein nahezu reifes Winterei enthält, so enthält auch der andere die Anlage eines Wintereies; niemals entwickeln sich verschiedene Eiarten in den Organen der beiden Körperhälften.

Ehe ich nun versuche, den Verlauf der Eibildung zu schildern und besonders festzustellen, wie viele Keimgruppen resorbirt werden müssen, damit ein Ei zu Stande komme, wird es gut sein, eine kurze Darstellung dieses Resorptionsprocesses selbst vorauszuschicken.

Der Hauptsache nach verläuft derselbe genau so wie bei Leptodora; auch hier spielt das Epithel eine hervorragende Rolle, auch hier schwillt das vorher unscheinbare, ja fast unsichtbare und nur zerstreut, nicht als geschlossene Schicht der Ovarialscheide ansitzende Epithel blasig an, sobald eine Keimgruppe sich aufzulösen beginnt. Die vorher winzigen, plattgedrückten Zellen verwandeln sich in relativ mächtige Blasen, in welche sodann ein grosser Theil des Nährzellenprotoplasmas einwandert, um sich allmälig aufzulösen.

Digitized by Google

Wenn es auch bei Daphnella nicht gelang, die Einwanderung direct zu beobachten, wie bei Leptodora, so findet man doch die Stadien vor und nachher in so analoger Weise, dass kein Zweifel über die Identität des Vorganges bleiben kann.

Wie bei Leptodora, so kann man auch hier drei Stadien dieses Auflösungsprocesses unterscheiden, deren erstes die Bildung einer Nährkammer, d. h. die Wucherung des Epithels in der Umgebung der sich auflösenden Keimgruppe in sich begreift, das zweite die Einwanderung des Protoplasmas der Nährzellen in die Epithelzellen und die Auflösung desselben, während das dritte die Wiederabgabe der aufgelösten Proteinsubstanzen und die Rückbildung der Nährkammer umfasst.

In Bezug auf den für Leptodora gebildeten Ausdruck »Nährkammer« muss ich bemerken, dass er hier nicht wörtlich zu nehmen ist. Die wuchernden Epithelzellen ordnen sich hier nicht so regelmässig zu einer geschlossenen Follikelwand, wie dies bei Leptodora so häufig vorkommt, und auch die Gestalt des Gebildes im Ganzen ist schwankender, niemals so regelmässig kuglig, wie dort, sondern bald kurz cylindrisch, bald lang gestreckt, spindelförmig, je nach der Grösse und ursprünglichen Gestalt der sich auflösenden Keimgruppe.

Das erste Stadium stellt Fig. 56 *B* dar. Man erkennt im Centrum der Nährkammer, d. h. eines ziemlich unregelmässigen Haufens grösserer und kleinerer, blasig geschwellter Epithelzellen die »primären Nährballen« (*prim. NB*), entstanden aus den vier Keimzellen der betreffenden Nährgruppe, welche ihre Kerne eingebüsst und sich unregelmässig ineinander geschoben haben, so dass ihre Vierzahl sich nicht mehr erkennen lässt. Offenbar ist bereits ein grosser Theil von ihnen direct resorbirt, wie ja auch bei Leptodora die Schwellung und Wucherung des Epithels als die Folge der bereits begonnenen Auflösung der Nährzellen betrachtet werden musste.

Das zweite Stadium bringt die Fortsetzung des Auflösungsvorganges. Die im Centrum der Nährkammer liegenden »primären Nährballen« senden stumpfe Fortsätze in die blasigen Epithelzellen hinein, diese schnüren sich ab und verwandeln sich in »secundäre Nährballen«, kuglige Protoplasmaklumpen verschiedener Grösse, welche eine Zeit lang amöboide Bewegungen zeigen, dann aber quellen, blass werden und schliesslich sich ganz auflösen.

So bei Leptodora! Bei Daphnella kann der Process nicht unter dem Mikroskop verfolgt werden, da die zarten Thiere rasch absterben, auch kann man dasselbe Thier nicht mehrmals zur Beobachtung brauchen.

Digitized by Google

Aus solchen Bildern aber, wie sie in den Figg. 49 u. 50 dargestellt sind, lässt sich erkennen, dass der Vorgang auch hier derselbe ist.

In Fig. 49 sieht man zahlreiche secundäre Nährballen (*sec. Nb*) in den stark geschwollenen Epithelzellen liegen, einige noch vollkommen deutlich und mit ziemlich dunkeln Körnchen durchsetzt, andere schon in der Auflösung begriffen und so blass, dass sie kaum noch zu erkennen sind; einige sind auch mit ihren Nachbarn zusammengeflossen und die Zelle erscheint dann fast ganz von körniger Masse erfüllt. In Fig. 50 ist Letzteres bei fast allen Zellen der langgestreckten und zellenreichen Nährkammer der Fall, nur einige der vordersten und hintersten Epithelzellen sind frei von halbaufgelöstem Protoplasma oder enthalten nur kleine Mengen davon. Der letzte Schritt in dem Process der Auflösung besteht dann in dem Verschwinden der zerstreuten feinen Körnchen. Die Epithelzellen sind dann prall gefüllt mit einer schwach gelblich schimmernden Flüssigkeit von stärkerem Lichtbrechungsvermögen, als das umgebende Blut. Sie erscheinen dann fein, aber doch dunkel contourirt und besitzen einen gewissen matten Glanz (Fig. 52 *B*), den sie später wieder verlieren. Ich habe diese Füllung der Zellen mit flüssigem Protoplasma bei Leptodora niemals so deutlich gesehen, was wohl von der absoluten Farblosigkeit des Protoplasmas bei dieser Art herrühren mag.

Das dritte Stadium ist das der Rückbildung. Osmotische Processe, über die wir für jetzt nichts Näheres erfahren können, lassen die Epithelzellen ihre gelösten Nährstoffe wieder abgeben, sie entleeren sich und schrumpfen zugleich wieder auf eine geringere Grösse zusammen (Fig. 54), die im Laufe der weiteren Entwicklung des Eies immer mehr noch abnimmt, bis schliesslich das ganze ephemere Gebilde der Nährkammer verschwunden ist und nur noch einzelne winzige Epithelzellen übrig bleiben, welche wie gewöhnlich der Ovarialscheide ansitzen und ohne Anwendung von Reagentien in der Regel nicht wahrnehmbar sind. Oft halten sich indessen Reste der Nährkammer noch bis in sehr späte Zeit der Eientwicklung hinein, wie z. B. in Fig. 55 *B* zwei blasige Epithelzellen (*Ep*) noch zu erkennen sind, die der dritten Nährzelle der Eigruppe aufliegen.

Es ist mir durch verschiedene Beobachtungen wahrscheinlich, dass das zweite Stadium in der eben geschilderten Form auch ausfallen kann und zwar dann, wenn die der Auflösung verfallene Keimgruppe sehr klein ist; es bilden sich dann eben keine secundären Nährballen, sondern die primären lösen sich direct auf und nicht im Innern der Epithelzellen, sondern zwischen ihnen eingeschlossen. Nach den Ergebnissen an Leptodora lässt sich dies auch kaum anders erwarten,

Digitized by Google

da die Bildung secundärer Nährballen eben nur darin ihren Grund hat, dass durch Zertheilung der mächtig grossen primären Nährballen in viele kleine secundäre eine weit raschere Auflösung des Protoplasmas ermöglicht wird.

Von der Darstellung des Auflösungsprocesses kehre ich jetzt zurück zu der Eibildung im Ganzen.

Was zuerst die Bildung der Wintereier betrifft, so beginnt sie damit, dass successive mehrere junge Keimgruppen sich vom Keimlager loslösen, nach hinten rücken und gewöhnlich sehr bald schon den Ovarialschlauch bis dicht an das Receptaculum hin ausfüllen. Ich habe fünf, ja sogar sechs Keimgruppen beobachtet, und von diesen entwickelt sich immer nur eine und zwar stets nur die dem Keimstock zunächst liegende zum Ei. Die andern aber lösen sich bald auf, werden vollständig resorbirt und ihre Zellen spielen somit die Rolle von secundären Nährzellen.

Diese der Auflösung verfallenen Keimgruppen, die ich als »Nährgruppen« bezeichnen will, sind niemals an Grösse ganz gleich. Bezeichnet man sie nach der Reihenfolge, wie sie aus dem Keimlager hervortraten, so ist die erste (*Ngr 1*) auch immer die kleinste, dann nimmt ihre Grösse nach vorn immer mehr zu und die eibildende Keimgruppe ist schon in sehr früher Zeit die grösste von allen.

So kann man also allein schon aus den Lage- und Grössenverhältnissen der Keimgruppen innerhalb des Ovarialschlauchs mit voller Sicherheit Eigruppe und Nährgruppen voneinander scheiden, denn da stets nur ein Winterei sich im Ovarium bildet, dieses aber zu vorderst liegt, so müssen nothwendig alle dahinter gelegenen Keimgruppen aufgelöst werden, soll überhaupt ein Ei Platz zu seiner Ausbildung und seinem Austritt in den Brutraum erhalten.

Die Reihenfolge, in welcher sich die Nährgruppen auflösen, ist nicht immer die gleiche. In vielen Fällen findet man das Ovarium in seiner ganzen Länge bereits mit Keimgruppen gefüllt, wenn die erste Nährgruppe sich aufzulösen anfängt (Fig. 61). Nicht immer auch ist es die räumlich erste Nährgruppe, welche mit der Auflösung vorangeht, sondern nicht selten auch die dritte oder vierte, d. h. diejenige, welche unmittelbar an die eibildende Keimgruppe anstösst (Fig. 62).

Nimmt man noch dazu, dass auch die Anzahl der Nährgruppen Schwankungen ausgesetzt ist, ich beobachtete drei, vier, ja selbst fünf Nährgruppen, so geht aus alle Diesem hervor, dass dieser ganze Ernährungsprocess mannigfacher Modificationen fähig ist, die wohl wesentlich davon abhängen, wie rasch die Bildung und Loslösung der Keim-

Digitized by Google

gruppen vom Keimlager vor sich geht, in letzter Instanz also, wie intensiv das Thier ernährt wird.

Ist die früher bei Leptodora aufgestellte Ansicht richtig, dass eine bestimmte Menge von Protoplasma der eibildenden Keimgruppe zugeführt werden muss, damit ein Ei entstehen könne, so haben Schwankungen in der Anzahl der Nährgruppen nichts Ueberraschendes, da dieselbe Menge von Protoplasma von drei, vier oder fünf Nährgruppen geliefert werden kann, sobald die Grösse der Nährgruppen im umgekehrten Verhältniss zu ihrer Anzahl steht. Die Beobachtung zeigt aber in der That, dass die Nährgruppen um so kleiner sind, je zahlreicher sie sind.

Wenn aber auch die Resorptionsvorgänge in Bezug auf Zahl der Nährgruppen und Reihenfolge ihrer Auflösung nichts weniger, als uniform sind, so zeigen sie doch in einer andern Beziehung eine grosse Constanz: sie nehmen immer ihren Ablauf in dem ersten Stadium der Eibildung, in dem Stadium, welches der Dotterabscheidung vorausgeht. Deshalb folgt sich die Auflösung der drei bis fünf Nährgruppen auch in sehr kurzer Zeit, wie allein schon solche Bilder, wie das in Fig. 61 dargestellte, beweisen. Hier ist von drei Nährgruppen die erste (*Ngr 1*) in Resorption begriffen. Die feinen Körnchen aber, welche in sämmtlichen vier Zellen der eibildenden Keimgruppe das Protoplasma durchsetzen, beweisen nicht nur, dass hier ein Winterei gebildet werden wird, sondern ferner auch, dass die Dotterabscheidung nahe bevorsteht, denn erst kurz vor dem Beginn der Dotterausscheidung zeigen sich diese Körnchen. Es folgt also, dass in dem kurzen Zeitraum bis zu begonnener Dotterabscheidung auch noch die beiden andern Nährgruppen resorbirt werden müssen, denn sobald die Eizelle auch nur zum vierten Theil von Dotterkugeln erfüllt ist, findet man keine Nährgruppen mehr, vielmehr nur noch die Spuren ihres Daseins, leere Nährkammern.

Was nun das Auftreten der eben erwähnten feinen und stark lichtbrechenden Körnchen in den vier Keimzellen betrifft, so scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass dies, genau genommen, nicht eine der Dotterabscheidung vorausgehende Erscheinung ist, sondern vielmehr der erste Anfang dieser Abscheidung selbst. Nach der ganzen Art und Weise, wie diese stark lichtbrechenden Körnchen zuerst als ein Hof um den Kern, dann auch im übrigen Protoplasma auftreten, einzeln oder in kleinen Gruppen von dreien und vieren beisammen, stehe ich nicht an, sie für den Beginn der Dotterbildung zu halten. Bei der verwandten Sida zeigt sich genau dieselbe Erscheinung, und wir gelangen so zu dem beachtenswerthen Resultat, dass bei den Sidinen, wie bei

Digitized by Google

Moina und Macrothrix in allen vier Zellen der Winterkeimgruppe sich Dotter ausscheidet, in den Nährzellen freilich nur als ein schwacher Versuch, ein abortiver Process. Kurze Zeit nach dem Auftreten dieser feinen ersten Dotterkörnchen beginnt dann die Eizelle mit der Abscheidung der eigentlichen Dotterelemente, grösserer dunkler Dotterkugeln, in den drei Nährzellen aber vermehren sich die feinen Körnchen noch so lange, als die Zelle wächst, so dass sie dann dicht und gleichmässig von ihnen durchsetzt erscheint (Fig. 51 u. 55 *B*, vergleiche auch Fig. 3, welche dasselbe bei Sida darstellt).

Wenn die Nährgruppen sich vollständig aufgelöst haben, besitzt die Eizelle etwa die Länge von 0,06 Mm., sie übertrifft die sie einschliessenden primären Nährzellen nur um Weniges. Von nun an aber übernimmt die eibildende Keimgruppe allein die weitere Ausbildung des Eies. Eine Zeit lang wachsen alle vier Zellen noch weiter, wenn auch die Eizelle stärker, als die Nährzellen, dann aber fangen diese letzteren an zu schwinden, die Eizelle allein wächst noch, füllt sich immer mehr mit Dotter (Fig. 55 *A*) und erreicht schliesslich eine im Verhältniss zum Thier ganz colossale Grösse, wie man schon daraus abnehmen kann, dass sie 0,7 Mm. in der Länge misst, während das ganze Thier nur 1,0 Mm. lang ist!

Wie merkwürdig sich dabei das Ovarium ausdehnt, soll später besprochen werden, hier müssen noch eigenthümliche Modificationen der geschilderten Resorptionsvorgänge ihre Stelle finden.

Nicht selten beobachtet man, dass die einzige aus dem Keimstock vorgerückte Keimgruppe der Resorption verfällt. So ist es in Fig. 50 der Fall; vor der langgestreckten »Nährkammer« befand sich nur das Keimlager, von welchem sich eben eine noch sehr kleine Keimgruppe (*Kgr*, leider konnte das ganze Ovarium auf der Tafel nicht mehr Platz finden!) vorgeschoben hat. Man könnte nun wohl versucht sein, zu fragen: Wozu hat sich die einzige grosse Keimgruppe in eine Nährkammer verwandelt? Allein der teleologischen Frage nach dem »Wozu« sollte wohl richtiger die nach dem »Warum« vorhergehen, und darauf scheint mir die Antwort nicht schwierig zu sein. Diese Keimgruppe hat sich aufgelöst, weil sie allein ohne Beihülfe von Nährgruppen nicht im Stande ist, ein Winterei zu bilden. Es ist dieselbe Auslegung, welche ich dem analogen Befund bei Leptodora früher gegeben habe.

Man kann aber hier noch weiter gehen und eine Antwort auf die weitere Frage versuchen, warum denn in solchen Fällen nicht gleich mehrere Keimgruppen vom Keimlager aus vorgeschoben worden sind, so dass Eibildung sofort möglich wurde. Ich glaube, dass dies darin seinen Grund hat, dass bei jungen oder auch bei schlechter ernährten

Digitized by Google

Thieren die gleichzeitige Ausbildung eines Wintereies in jedem Ovarium nicht möglich ist. Thatsächlich findet man bei jungen Thieren die Ovarien in der Eibildung abwechseln, wie Fig. 55 *A* u. *B* veranschaulichen. Wenn im linken Eierstock einmal die Ausbildung eines der colossalen Wintereier im Zug ist, so bleibt der rechte (*B*) erfahrungsgemäss in der Entwicklung zurück, und wenn dies in dem Maasse der Fall ist, wie in Fig. 55, so tritt auch keine Auflösung der einzigen Keimgruppe des zurückgebliebenen Eierstockes auf. Wohl aber geschieht dies dann, wenn die beiden Ovarien nicht so weit in der Entwicklung auseinander sind, wenn z. B. — wie es bei dem der Fig. 50 zu Grunde liegenden Thier der Fall war — links die Dotterabscheidung schon in vollem Gange ist, rechts aber eine einzelne Keimgruppe sich aus dem Keimstock vorgeschoben hat und so weit herangewachsen ist, als sie vermöge der Ernährung aus dem Blute heranwachsen kann. In diesem Falle muss dieselbe der Resorption verfallen, da sie — wie ich bei Leptodora zu zeigen suchte — auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums nicht stehen bleiben kann.

Wenden wir uns aber zurück zu der Frage nach dem »Wozu«. Zu wessen Nutzen und Frommen löst sich nun eine solche isolirte Keimgruppe, wie sie in Fig. 50 dargestellt ist, auf? Eine bestimmte Antwort ist darauf nicht zu geben, dass aber das gelöste Protoplasma zunächst vom Blute aufgenommen werden wird und durch dieses in erster Linie dem andern Ovarium, welches in voller Eibildung begriffen ist, zu Gute kommen möchte, ist eine wohl nicht sehr unwahrscheinliche Vermuthung. Schon das enorme Wachsthum einer dotterbereitenden Eizelle deutet auf einen höchst energischen Stoffwechsel in ihr hin, noch deutlicher aber geht das Bedürfniss einer ununterbrochenen Stoffzufuhr aus einer Beobachtung hervor, die ich oft an Daphnella, noch öfter an Sida gemacht habe. Sie besteht, kurz gefasst, darin, dass bei Thieren, welche hungern, die eibildenden Keimgruppen sofort Veränderungen erleiden, ganz analog denjenigen, welche die normale Auflösung der Nährgruppen einleiten. Bei fortgesetzter Nahrungsentziehung lösen sich die Eigruppen vollständig auf und zwar unter Epithelwucherung ganz genau so wie bei normaler Nährkammerbildung.

Ich werde bei Sida näher auf diese merkwürdige Erscheinung eingehen, die vor Allem den einen schon früher aufgestellten Satz als begründet erweist, dass auch die normale Auflösung von Keimgruppen auf einer Ernährungshemmung beruhen muss. Nur ist diese dort gewissermassen eine locale, darin begründet, dass eine Keimzelle aus einem Blute von bestimmtem Nahrungsgehalte auch

Digitized by Google

bis zu einer bestimmten Grösse heranwachsen kann, hier dagegen, Hungern des Thieres, ist sie eine allgemeine.

Diese Beobachtung hat auch ihre praktische Seite. Da es lich nicht möglich ist, Daphnella in Gefangenschaft gehörig zu eren, so ist es auch durchaus unthunlich, den normalen Process der ldung an solchen gefangen gehaltenen Individuen beobachten zu en. Alle Daten, auf welche ich obige Darstellung der ntereibildung stützte, sind deshalb nur von ganz ch eingefangenen Thieren entnommen.

So die Entwicklung der Wintereier. Was die der Sommer- r angeht, so ist zwar unschwer festzustellen, dass auch hier secun- Nährzellen mit im Spiele sind, die Anzahl aber der Keimgruppen, che sich für das Ei auflösen, ist noch schwerer mit Sicherheit zu ereln und zwar deshalb, weil hier zwar häufig auch nur ein einziges leichzeitig im Eierstock gebildet wird, nicht selten aber auch deren oder drei. Da nun die Auflösung der secundären Nährzellen der erabscheidung grossentheils vorausgeht, an dieser aber allein zu eren ist, welche und wieviele Keimgruppen ein Ei aus sich entwickeln den, so bliebe nur ein Weg, um über die Anzahl der in Bildung riffenen Eier ins Reine zu kommen: die Verfolgung der weiteren wicklung an demselben Thier, leider aber verhindert die Zartheit Thieres, ihn zu betreten. So bleibt denn nur die Combination aus r grossen Zahl von Beobachtungen. Leider musste dieselbe kleiner ben, als es wünschenswerth war, da zu der Zeit, in welche meine ersuchungen fielen (September und Anfang October), beinahe alle bchen in Wintereibildung begriffen waren.

Soviel glaube ich indessen doch angeben zu können: 1) dass auch die Zahl und Grösse der Nährgruppen schwankt und 2) dass sie im zen geringer ist als bei der Bildung von Wintereiern.

Ich glaube, dass in der Regel für jedes Ei nur eine Nährgruppe auflöst. So sieht man in Fig. 56 *A* zwei eibildende Keimgruppen, ntlich an den wenigen einzelnen »Oeltropfen«, welche sich, acteristisch für das Sommerei, in der Eizelle ausgeschieden haben. und hinter diesen Keimgruppen liegt je eine Nährkammer noch im n Stadium begriffen (*NK*). Sobald die Resorption vollständig erfolgt beginnt die Abscheidung der kleinen blassen Dotterkugeln, und nun vickelt sich das Ei weiter auf Kosten seiner primären Nährzellen.

Hier, wie bei der Bildung von Wintereiern, findet man zuweilen oder zwei sehr kleine Keimgruppen dicht an die quere Scheidewand Receptaculum angepresst, und diese bleiben oft noch intact, wenn übrigen Nährgruppen längst aufgelöst sind. Später verschwinden

Digitized by Google

sie spurlos, müssen also auch resorbirt werden, jedenfalls aber ohne Hülfe von Epithelzellen, durch directe Auflösung. Es kann wohl nicht von einer besondern Bedeutung derselben die Rede sein, die geringe Menge von Protoplasma, welche sie dem Ei zuführen könnten, wird kaum in Betracht kommen.

Ihre Erklärung aber wird wohl darin zu finden sein, dass in solchen Fällen ein sehr rasches Vorrücken der Keimgruppen vom Keimstock her stattfand, so zwar, dass die zuerst vorgeschobenen durch die nachfolgenden bald an Grösse überflügelt werden mussten, denn aus allen Befunden scheint hervorzugehen, dass die Ernährungsbedingungen weiter vorn im Ovarium günstiger sind, als ganz hinten. So kommt es auch bei der Wintereibildung vor, dass die zuerst vorgeschobenen Keimgruppen ungemein klein bleiben und bis hart an das Septum Receptaculi, ja sogar noch ein Stück weit auf diesem hingedrängt werden (Fig. 62, *Ngr 1* u. *2*).

Sicher ist, das bei der Sommereibildung so wenig, als bei der der Wintereier eine bestimmte feste Schablone eingehalten wird, dass vielmehr Zahl und Grösse der sich auflösenden Keimgruppen vielen Schwankungen ausgesetzt sind, abhängig höchst wahrscheinlich von dem absoluten und relativen Ernährungsstande des betreffenden Thieres. So will ich auch nicht durchaus in Abrede stellen, dass bei grossen und kräftigen Thieren nicht vielleicht auch einmal ein Sommerei sich ohne Beistand von Nährgruppen entwickeln könne, beobachtet aber habe ich es nicht, vielmehr fand ich stets bei Beginn der Dotterbildung entweder eine Nährgruppe, die sich als solche durch ihre Lage h i n t e r der Eigruppe kund gab, oder eine Nährkammer auf irgend einem Stadium der Entwicklung. Oft findet man bei etwas vorgeschrittener Dotterbildung nur noch ein Häufchen wasserklarer, blasiger Zellen hinter der Eigruppe (Fig. 52 *A*, *Nk*), als sicheres Zeichen, dass hier ein Resorptionsprocess seinen Ablauf genommen hat und in späteren Stadien der Eibildung verschwinden auch diese letzten Reste.

Bei Sommereibildung habe ich auch wiederholt beobachtet, dass eine Keimgruppe auch dann noch in Auflösung eintreten kann, wenn sie sich bereits als Eigruppe constituirt hatte, d. h. wenn ihre dritte Zelle bereits Dotter abgeschieden hatte. Solche Fälle veranschaulichen am Besten, wie verwickelt die Ernährungsverhältnisse sind, von denen diese verschiedenartigen Combinationen von Wachsthum und Rückbildung abhängen, welche die Eibildung ausmachen. Fig. 52 stellt die beiden Ovarien eines frisch eingefangenen, kräftigen und vollkommen munteren Thieres dar. L i n k s liegt eine grosse Eigruppe (*Eigr*), deren Eizelle bereits Oeltropfen und Dotterkügelchen enthält,

Digitized by Google

vor ihr liegt noch eine kleine Keimgruppe (*Kgr*), hinter ihr eine leere Nährkammer. Im rechten Ovarium wiederholen sich genau dieselben Theile, aber mit dem Unterschied, dass hier die Eigruppe sich in eine langgestreckte Nährkammer (*Nk*) verwandelt hat, die hinter ihr gelegene kleine Keimgruppe (*Ngr*) aber noch nicht in Auflösung begriffen ist. Darüber, dass in der aufgelösten Keimgruppe (*Nk*) wirklich schon Dotterbildung eingetreten war, belehren uns die kleinen Oeltropfen (*Oel*), welche in oder zwischen den blasigen Epithelzellen (*Ep*) liegen.

Eine sichere Deutung des Befundes hätte nur die weitere Verfolgung der Entwicklung geben können. Die nächstliegende Vermuthung ist wohl die, dass das Thier gewissermassen zu schwach war, um zwei Eier zugleich hervorzubringen. So musste das eine mitten in seiner Entwicklung Halt machen und sich rückbilden. Sicher ist jedenfalls soviel, dass im rechten Ovarium die Ernährung ungenügend geworden ist. Zweifelhaft aber kann es scheinen, ob nicht etwa das resorbirte Protoplasma der davor liegenden Keimgruppe (*Kgr*) in erster Linie zu Gute kommen nnd diese zur Ausbildung eines Eies befähigen möchte.

Nach dieser Schilderung der Eibildung bleibt noch übrig, Einiges über die Eigenschaften der fertigen Eier, ihren Austritt aus dem Eierstock und über die Entstehung ihrer Hüllen zu sagen.

Der Dotter des Sommereies ist beinahe farblos, höchstens schwach grünlich und enthält, so lange er noch im Ovarium liegt, ausser einer Menge kleiner, scharf contourirter Dotterkügelchen mehrere ungleich grosse, dunkel gerandete, blassgrünliche »Oeltropfen« (Fig. 5 *A*). Später beim Austreten des Eies in den Brutraum fliessen diese zusammen, wie dies von Leydig bei Daphnia longispina direct beobachtet wurde und bei allen Daphnoiden vorzukommen scheint.

Das fertige Sommerei ist länglich oval (Fig. 8 *B*), seine Schale, eine cuticulare Erhärtung seiner protoplasmatischen Rinde äusserst dünn und hell, in beiden Durchmessern misst das Ei 0,30 und 0,17 Millimeter.

Die Wintereier sind erheblich grösser und von Gestalt gedrungener, sie messen 0,33 auf 0,17 Mm., somit also den dritten Theil der Länge des ganzen Thieres, welches 1 Mm. lang ist. Der Dotter erscheint bei durchfallendem Licht schwarz, bei auffallendem kreideweiss, so dass man an den weissen Streifen zu beiden Seiten des Darmes schon mit blossem Auge die Weibchen erkennen kann, die in Wintereibildung begriffen sind.



Digitized by Google

Sehr eigenthümlich verhält sich dabei das Ovarium in mechanischer Beziehung. Es wird durch die enorme Menge von Dotter, welche die wachsende Eizelle in sich abscheidet, dermassen ausgedehnt, dass es seine ursprüngliche cylindrische Form gänzlich einbüsst. Schon bei halbwüchsigen Wintereizellen sieht man, wie der Dotter nach oben wie nach unten kolbige Fortsätze in alle Zwischenräume entsendet, welche zwischen den Muskeln des Körpers übrig bleiben, später genügt aber auch dieser Raum nicht mehr; die schwellende Eizelle deckt von der Seite her den Darm vollständig zu und erstreckt sich nach abwärts nicht nur bis zur Basis der Füsse, sondern sie schickt noch je einen langen, kolbigen Fortsatz in die Kiemenanhänge der Füsse (Fig. 7 *A* u. *B*), ja nach vorn überschreitet sie sogar die Grenze des Rumpfes und sendet einen bruchsackartig eingeschnürten Fortsatz in den Kopf hinein, so dass unmittelbar hinter den Oesophagus zwei grosse Dotterballen zu liegen kommen (*D'*), scheinbar ausser Zusammenhang mit dem Hauptheil der Eizelle.

Dass diese colossale Dottermasse nicht frei in der Leibeshöhle liegt, bedarf keiner Versicherung, es lässt sich aber auch ganz wohl die dünne Wand des Ovariums als Hülle derselben erkennen, besonders in den Kiemen, wenn durch Druck des Deckglases die dünne Ovarialhaut an einer anderen Stelle geplatzt ist und der Dotterfortsatz in der Kieme sich ein wenig von der Ovarialscheide zurückgezogen hat (Fig. 7 *B*, *Os*).

Auch bei Daphnella fehlen dem Winterdotter gänzlich die »Oelkugeln«, ebenso aber auch alle grösseren Fettkugeln, er enthält nur sehr kleine, körnige Elemente. Ein Ephippium wird hier nicht gebildet, wohl aber eine derbere Eischale als bei den Sommereiern, die zudem noch durch kleine rundliche, flache Höcker rauh erscheint. Ich habe ihre Bildung, wie auch das Austreten des Eies aus dem Ovarium direct beobachtet.

Letzteres ist schon bei mehreren Daphniden gesehen worden, so von Leydig[1]) bei Daphnia longispina, von Lubbock[2]) bei Daphnia Schaefferi, von Müller bei Leptodora; wie ein »flüssiger Brei« (Müller) strömt das Ei, welches noch von keiner Membran umgeben ist, in den Brutraum über. Ich selbst habe den Vorgang wiederholt bei Leptodora, Bythotrephes, Daphnia Pulex und Daphnella Brachyura beobachtet und möchte dabei nur Eines noch hervorheben. Es ist ein Irrthum, wenn man glaubt, der Dotter ströme frei dahin, obgleich es in vielen Fällen ganz so aussieht, eine Hülle,

1) Daphniden p. 145.
2) a. a. O. p. 85.

Digitized by Google

...ine eigentliche Schale, ist allerdings nicht vorhanden, wohl aber ...e Hülle anderer Art, nämlich das Protoplasma des Eies. Dieses ... es, welches als zähe Rindenschicht den Dotter zusammenhält, der ohne diesen Halt auseinanderfliessen würde und auch wirklich auseinander fliesst und theils im Oviduct, theils im Ovarium selbst zurückbleibt, sobald die protoplasmatische Rinde irgendwo zerreisst (siehe: diese Schrift, Theil I). Diese Rinde ist freilich nicht immer so augenfällig wie bei den Wintereiern von Leptodora, auch bei Daphnella ist sie nur dünn und noch dazu durch Beimengung feinster Dotterkörnchen theilweise getrübt. Fig. 6 *A* zeigt eine Daphnella von oben in dem Moment, wo bereits mehr als die Hälfte des ganzen Eies (*oh*) in den Brutraum getreten ist, der Rest (*uk*) aber noch im Ovarium liegt. Ein Fliessen der feinen Dottertropfen sah man nur an der Umbiegungsstelle. In dem Maasse, als das Ei in den Brutraum übertrat, verdünnte sich die Dottermasse im Ovarium, wurde heller, bräunlich statt tiefschwarz und rückte schliesslich — so wie dargestellt — von der nächstjüngeren Keimgruppe (*Kgr*) des Ovariums weg nach hinten. Dabei beobachtete man fortwährende Contractionen des Ovariums, welches nach der Entleerung zu einem faltigen Strang zusammenfiel. Niemals trat Discontinuität der Eimasse ein. Nach dem völligen Uebertritt erfolgte dann eine langsame Zusammenziehung des Eies, welche aber sicherlich nicht von den Dotterelementen, sondern von dem Protoplasma des Eies ausgeführt wird, d. h. von der mehr oder minder mit feinen Dotterelementen gemischten Rindenschicht. Das Ei nahm nacheinander die Form einer Wurst, eines Bisquits, eines länglichen Ovals an und zog sich schliesslich auf die Eiform zusammen (Fig. 6 *B*). Schon in der Bisquitform lässt dasselbe einen sehr zarten doppelten Contour erkennen, den ersten Anfang der cuticularen Schale, die von nun an stetig an Dicke zunimmt. Für das Genauere des Vorganges der Schalenbildung muss ich auf die bei Polyphemus gegebene Darstellung verweisen. Die oben erwähnten Rauhigkeiten der Schale mögen damit zusammenhängen, dass während der Schalenbildung die ganze Protoplasmaschicht sich mit Dotterkörnchen erfüllt.

Der ganze Vorgang der Eientleerung bis zur vollendeten Zusammenziehung des Eies dauerte eine halbe Stunde.

## 2. Die Gattung Sida.

Ueber das Ovarium von Sida kann ich mich kurz fassen: es ist einfach ein vergrössertes Daphnella-Ovarium. Entsprechend der ungleich bedeutenderen Körpergrösse — Sida kann bis zu 4 Mm.



Digitized by Google

lang werden — besitzt auch der Eierstock eine viel grössere Länge, und da weder die fertigen Eier, noch die Keimgruppen, aus denen sie hervorgehen, in demselben Verhältniss grösser sind, so haben also mehr Keimgruppen und mehr reifende Eier zu gleicher Zeit im Eierstock Platz, als dort. Auf diese Grössenverhältnisse müssen wohl alle Unterschiede in der Eibildung beider Gattungen zurückbezogen werden.

So zeigt schon das Keimlager eine viel grössere Anzahl von Kernen als bei Daphnella, es nimmt das vordere, nach hinten hornartig umgekrümmte Ende des Eierstocks ein (Fig. 1 *A*, *Kl*). Auch die darauf folgende Anzahl junger Keimgruppen ist hier immer grösser (*Kst*) und endlich die den übrigen Theil des Eierstockschlauches füllenden, zu Eiern heranreifenden Keimgruppen. Bei ganz jungen Siden sind deren gewöhnlich nur zwei in jedem Ovarium (Fig. 1 *A*), bei alten Thieren aber bis zu acht und zehn.

Was die Entwicklung eines Eies aus einer Keimgruppe betrifft, so kann auch hier das für Daphnella Angeführte gelten und ich erwähne nur solche Puncte, die hier vermöge der bedeutenderen Grösse des Thieres schärfer erkannt werden können.

Zuerst die Kerne der Keimzellen. Es kann kaum ein schöneres Object für das Studium des lebenden Kernes geben. Vor Allem ist festzustellen, dass kein Unterschied wahrzunehmen ist zwischen dem Kern der Nährzellen und dem der Eizelle und zwar weder vor, noch während der Dotterabscheidung. Das ungleiche Verhalten der Kerne einer Keimgruppe bei Apus, welches v. Siebold[1]) und Hubert Ludwig[2]) beschrieben haben, scheint demnach nicht auf einem allgemeinen Gesetz zu beruhen. Dort ist nur die Eizelle uninucleolär, die drei Nährzellen aber von vornherein, oder doch schon lange vor der Deutoplasma-Bildung multinucleolär. Bei Sida (wie auch bei Daphnella und nach P. E. Müller's Abbildung bei Holopedium) sind die Kerne aller Keimzellen, auf jedem Stadium der Entwicklung stets nur mit einem Nucleolus versehen, dieser zeigt aber zu verschiedenen Zeiten ein abweichendes Verhalten.

In den jüngsten Zellen ist er einfach rundlich, fast kuglig, später aber beobachtet man häufig, dass er sternförmig in kleine, unregelmässige Spitzen ausgezogen ist (Fig. 1 *B*). Diese Spitzen wechseln, sie sind der Ausdruck langsamer, amöboider Bewegungen, von deren Vorkommen bei Nucleolen wir ja in neuerer Zeit von mehreren Seiten

1) Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871. Fig. 2.
2) Eibildung im Thierreich. p. 105 und Taf. 13, Fig. 11 u. 12.

Digitized by Google

ber Kunde erhalten haben. Dabei ist immer nur eine centrale, sternförmige Vacuole vorhanden, der sog. Nucleololus oder besserNucleolinus, und dieser zeigt, entsprechend den Bewegungen des Nucleolus, ebenfalls Gestaltveränderungen. Dass dies wirklich ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum, wie SCHWALBE annimmt, und kein festweicher Körper, lässt sich gerade hier durch Färbungs- und Lichtbrechungs-Differenzen mit unzweifelhafter Sicherheit feststellen. Vor dem Spiel amöboider Fortsätze ist er noch nicht einfach, sondern eine grössere Zahl (3—6) kleinster, heller Vacuolen durchsetzt die Kernsubstanz. Nach dem Aufhören der Bewegungen, d. h. mit Beginn der Dotterabscheidung in der Eizelle trennt er sich wieder meistens in mehrere, ungleich grosse und ungleich vertheilte Vacuolen. Die Zahl, Stellung und Grösse derselben ist jedoch auch jetzt noch einem langsamen Wechsel unterworfen (Fig. 1 *A*, *Nz* 1, 2, 3), ein Beweis, dass innerhalb des Nucleolus auch jetzt noch Bewegungen fortdauern.

Deutlicher und zweifelloser, als bei anderen thierischen Zellen, tritt also hier die Thatsache hervor, dass auch der Kern seine Entwicklungsgeschichte besitzt, deren Anfang in der Bildung der Kernmembran besteht, ihr Höhepunct in den amöboiden Bewegungen und ihr Ende wahrscheinlich im Zerfall der Kernmembran und ihres Inhaltes. Bei den Nährzellen wenigstens kann man einen allmäligen Schwund des Nucleolus innerhalb der Kernblase beobachten, bei der Eizelle ist dies der grossen Dottermasse halber nicht möglich. Dem fertigen Ei fehlt ein sichtbarer Kern.

Das Sommerei von Sida ist länglich oval, bei den Bewohnern des Bodensees misst es 0,35 auf 0,20 Mm., an anderen Orten fand ich dasselbe grösser: 0,38 auf 0,22, ja sogar 0,45 auf 0,25. Der Dotter ist entweder farblos oder hellgrünlich, in einzelnen Fällen sogar hellröthlich. Den grossen, centralen »Oeltropfen« sah ich immer farblos, nicht orangefarben, wie dies P. E. MÜLLER für die Sida Dänemarks angiebt [1]).

Wintereier scheinen bei Sida, wie überhaupt in der ganzen Familie der Sidinen nicht beobachtet worden zu sein. ZADDACH [2]) giebt allerdings an, auch »die Sida sei im Frühjahr (!) mit einem »Sattel« (Ephippium) versehen«, was auf Wintereibildung schliessen liesse, und auch LEYDIG glaubte den Anfang der Ephippialbildung bei Sida gesehen zu haben, allein beide Angaben beruhen auf Täuschung, da Sida überhaupt kein Ephippium bildet.

1) Danmarks Cladocera p. 808.

2) Prodromus p. 26.

Digitized by Google

P. E. Müller erwähnt nur kurz, dass die Wintereier der Sida des centralen Oeltropfens entbehrten, sowie dass eine gewisse Unregelmässigkeit in dem Bildungsgang derselben vorkomme, indem hier öfters »eine der Aussenzellen den Dotter in sich bilde«.

Ohne bestreiten zu wollen, dass gelegentlich einmal nicht die dritte, sondern die zweite Keimzelle zum Ei wird, was ja auch für Leptodora als ein seltenes Vorkommniss angeführt wurde, glaube ich doch nicht, dass solche Abnormität irgendwie häufiger bei der Bildung der Winter-, als bei der der Sommereier vorkommt. Ich habe sie bei Sida überhaupt nicht beobachtet.

Wintereier fand ich bei Sida nicht vor dem 5. October, erst später aber wurden sie häufig und im November liessen sich nur selten noch Weibchen auftreiben, welche in Sommereibildung begriffen waren. Sehr characteristisch für die Wintereier ist die schön sepiabraune Färbung des Dotters (bei durchfallendem Licht), die dieselben schon sehr früh leicht kenntlich macht. Bei auffallendem Licht sehen die fertigen Eier lehmgelb aus. Sogenannte »Oeltropfen« fehlen allerdings, dagegen aber liegen eine Menge grosser hellbrauner Fettkugeln in der mit feineren Körnchen und Bläschen angefüllten Hauptmasse des Dotters.

Die Art und Weise, wie aus der Keimgruppe ein Ei hervorgeht, unterscheidet sich nicht von der Eibildung der Sommereier. Nur in einem Punct ist eine Verschiedenheit zu bemerken: bei der Wintereibildung nehmen auch die Nährzellen einen Anlauf zur Dotterbildung. Ich glaube wenigstens die feinen, dunkeln Körnchen, welche das Protoplasma der Nährzellen einer Wintergruppe durchsetzen, hier, wie früher schon bei Daphnella nicht anders deuten zu können (Fig. 3 *Nz* 1—8). Diese abortiven Dotterkörnchen, wenn man sie so nennen will, treten indessen hier nicht früher auf, als das eigentliche Deutoplasma der Eizelle, sondern später. In Fig. 2 ist eine junge Keimgruppe dargestellt, in deren Eizelle soeben die ersten Deutoplasmakörnchen (*D*) sich neben dem Kern ausgeschieden haben, das Protoplasma der Nährzellen aber ist noch ganz frei davon.

Das fertige Winterei ist gedrungener oval, als das Sommerei und misst im Mittel 0,36 auf 0,32 Mm. (Fig. 4 *A*). Bei frischen Eiern ist Deutoplasma (*Dp*) und Protoplasma (*Pp*) scharf von einander abgesetzt, wie in den Wintereiern von Leptodora. Wie dort, wird auch hier der braune Dotter von einer farblosen, hellen Protoplasma-Rinde eingehüllt, welche sich mit Ueberosmiumsäure gelb färbt, während die Hauptmasse des Dotters braun bleibt und nur die grösseren Kugeln (Fett) schwarz werden. Durch Erhärtung der oberflächlichsten Schicht dieser Rinde entsteht die ziemlich derbe, aber glatte und durch-

Digitized by Google

sichtige Schale (Fig. 4 *B*, *S*). Sie bildet sich während der Zeit, welche die Eier noch im Brutraum zubringen. Nach einigen Tagen werden dieselben dann in's Wasser entleert, höchst wahrscheinlich bei Gelegenheit einer Häutung des ganzen Thieres. Sie sinken dann sofort langsam auf den Grund, wo man sie im Glasgefäss leicht auffinden kann, alle auf einem Häufchen beisammen. Sie kleben leicht am Boden an, denn jedes Ei besitzt einen dünnen Ueberzug eines gallertigen Schleimes, der im Wasser aufquillt und den ich für ein Secret des Receptaculum zu halten geneigt bin. Man findet nämlich regelmässig in den Receptaculis von Ovarien, welche reifende Wintereier in sich bergen, einen glashellen, fadenziehenden Schleim, der die epitheliale Wandung desselben überzieht und oft in Gestalt glasartiger Fäden sich quer durch das Lumen hinspannt (Fig. 3 *gs*).

Bemerkenswerth ist die grosse Anzahl von Wintereiern, welche ein Thier gleichzeitig hervorbringen kann. Ich habe öfters grosse Weibchen beobachtet, welche 20 Wintereier im Brutraum trugen; die Anzahl derselben steht in Beziehung zur Grösse des Individuums und bei jungen Thieren findet man oft nur zwei zu gleicher Zeit reifende Eier.

Ich habe den Process der Eibildung bei Sida bisher ohne Rücksicht darauf geschildert, ob hier eine jede Keimgruppe, welche sich vom Keimstock löst und in den Eibehälter vorrückt, ein Ei zur Entwicklung bringt, oder ob nicht vielleicht auch hier ausser den drei Nährzellen der Keimgruppe noch anderweitige Zufuhr von gelöstem Protoplasma der Eizelle geboten werden müsse, damit ein Ei zu Stande komme. Mit anderen Worten, ich habe die Frage noch nicht berührt, ob die Eibildung von Sida regelmässig mit der Resorption ganzer Keimgruppen verbunden ist, oder ob diese Erscheinung hier nicht vorkommt.

Leider bin ich auch nicht im Stande, darauf eine vollkommen sichere und präcise Antwort heute schon zu geben. Wohl kommt auch bei Sida die Resorption einzelner Keimgruppen (Nährkammerbildung) vor, ganz wie bei Daphnella, und ich habe sie sogar hier häufiger und schöner beobachtet, als bei Daphnella, dennoch aber getraue ich mich nicht, aus den zahlreichen Beobachtungen, welche mir vorliegen, ein bestimmtes Bild der Bedeutung dieser Vorgänge für die normale Eibildung zusammenzusetzen und zwar aus zwei Gründen. Einmal, weil die continuirliche Verfolgung der Eibildung an ein und demselben Individuum nicht möglich ist und weiter, weil dieselben Resorptionsprocesse auch pathologisch eintreten können, und weil es meist geradezu unmöglich ist, den normalen Vorgang vom pathologischen zu trennen.

Digitized by Google

Trotz aller Mühe ist es mir bis jetzt nicht gelungen, die schönen Thiere in Glas-Aquarien zu züchten; sie bleiben wohl 8—14 Tage am Leben, aber ohne sich fortzupflanzen und ohne hinreichend Nahrung zu sich zu nehmen. Während dieser Zeit der Gefangenschaft entwickeln sich zwar die Eier, die sie schon im Brutraum trugen, zu Jungen, aber **in den Ovarien löst sich eine Keimgruppe nach der anderen auf und wird vollständig resorbirt, bis zuletzt der ganze Eierstock nur noch ein leerer, zusammengefallener Schlauch ist**, in dem noch ein Rest der blasigen Resorptionszellen liegt.

Dieser Zerfall der Keimgruppen beginnt sehr bald, in der Regel schon 36 Stunden nach dem Einfangen der Thiere. Die **normalen** Resorptionsvorgänge, welche die Eibildung etwa begleiten, können somit nur auf **dem** Wege ermittelt werden, dass eine grosse Menge frisch eingefangener **Siden** untersucht, die Befunde notirt und aus ihnen der Zusammenhang der Erscheinungen erschlossen wird. Dass ich derartige Befunde nicht in genügender Menge besitze, hat seinen Grund in rein äusseren Verhältnissen, welche die Untersuchung zu unterbrechen geboten, als kaum erst der richtige Weg zu ihrer Fortführung gefunden war.

Aus den vorliegenden Daten glaube ich indessen Folgendes annehmen zu dürfen. **Bei jungen Siden, welche zum ersten Male Eier hervorbringen, wird die Bildung der Eier von der Aufsaugung einer Keimgruppe begleitet.** Bei solchen Thieren findet man in der grossen Mehrzahl der Fälle drei Keimgruppen den Eibehälter (Ovarialschlauch) anfüllen; davon sind die beiden hinteren, grösseren gleich gross, die vordere kleiner. Die ersteren entwickeln je 1 Ei aus sich, die letztere aber geht in Resorption über und zwar kurz vor dem Beginn der Dotterabscheidung; sie verwandelt sich in eine Nährkammer und man findet diese, je nachdem man etwas früher oder später untersucht, auf den verschiedenen bekannten Stadien.

Sobald die Dotterbildung etwas weiter vorgerückt ist (vergleiche z. B. Fig. 1 *A*), so ist die Nährkammer schon in voller Rückbildung und besteht zumeist nur noch aus leeren, blasigen Epithelzellen (*Nk*).

Dieser Satz stützt sich auf 17 registrirte Fälle von Sommereibildung, welche 14 — 17 Stunden nach dem Einfangen der **Siden** untersucht wurden. Die Thiere waren alle nicht nur vollkommen munter, sondern ihr Darm war noch prall mit Nahrung gefüllt und die Darmwandungen strotzten von Fetttröpfchen; von irgend einem Grade der Inanition konnte demnach nicht die Rede sein.

Digitized by Google

Mit diesem Satz stimmt es vollkommen überein, dass junge Siden nicht mehr als 4 Eier oder Embryonen im Brutraum tragen, häufig aber nur zwei oder einen.

So findet man denn auch junge, zum ersten Male Eier producirende Thiere, in deren Eierstock nur zwei junge Keimgruppen liegen, und in diesem Falle entwickelt sich nur die eine von ihnen zum Ei. Die Resorption der zweiten Keimgruppe scheint aber immer oder doch häufig erst einzutreten, wenn die Dotterabscheidung in beiden Keimgruppen bereits begonnen hatte. In mehreren Fällen ging dies unzweifelhaft aus der Grösse der betreffenden Nährkammer, sowie aus der Anwesenheit jener »Oeltropfen« hervor, welche eben das Kennzeichen des Sommerdotters sind (Fig. 54 *Nk*).

Ich glaube auch noch den Verlauf des dritten möglichen Falles erschlossen zu haben. Wenn nämlich nur eine Keimgruppe aus dem Keimstock vorrückt, so kann diese zwar eine Zeit lang der Eibildung entgegenwachsen, aber noch ehe es zur Dotterabscheidung gekommen, verfällt sie der Resorption. Ich schliesse dies daraus, dass in einer Reihe von Fällen (5 registrirte und ziemlich viele nicht aufgezeichnete) ganz hinten im Ovarium eine Nährkammer im zweiten oder dritten Stadium lag, davor aber drei junge, offenbar kürzlich erst vorgerückte Keimgruppen.

Bei älteren Siden scheint die Resorption von Keimgruppen zu Gunsten der übrigen kein normaler Vorgang mehr zu sein; bei frisch eingefangenen ausgewachsenen Weibchen habe ich wenigstens niemals Nährkammern beobachtet; ein ganz sicheres Urtheil über diesen Punct wird man aber erst dann fällen können, wenn man gelernt haben wird, die Thiere ohne Schaden für ihre Eiproduction in Aquarien zu halten, wodurch allein es möglich werden wird, den Eibildungsprocess an einem Individuum zu verfolgen.

Dass bei der Winterei-Bildung ebenfalls Resorption einzelner Keimgruppen in den normalen Verlauf der Eibildung mindestens bei jungen Thieren gehört, lehrt Fig. 2, welche indessen nach der Natur aufgenommen und auch auf Stein gezeichnet wurde, als mir die Bedeutung der Nährkammern noch nicht klar war; sie bietet deshalb kein genügendes Bild des Resorptionsprocesses. Auch bei Weibchen, welche in Wintereibildung begriffen waren und zwar bei frisch eingefangenen Thieren, habe ich seitdem in zahlreichen Fällen die Resorption einzelner Keimgruppen beobachtet, immer aber nur an jungen Individuen. Der Process der Eibildung scheint in dieser Hinsicht bei beiden Eiarten sehr ähnlich zu sein, wie sich erwarten liess, da die Wintereier bei Sida nur um ein Geringes grösser sind, als die Sommereier.

Digitized by Google

Ich kann die Eibildung von Sida nicht verlassen, ohne noch etwas näher die oben erwähnten pathologischen Resorptionsvorgänge in's Auge zu fassen, die in mehrfacher Beziehung von bedeutendem Interesse zu sein scheinen.

Zuerst ist es gewiss bedeutsam genug, dass man hier sieht, wie die Folgen des Hungerns zu allererst sich an den Fortpflanzungskörpern geltend machen.

Lange bevor die Thiere anfangen, sich matt in ihren Bewegungen zu zeigen, bei voller Munterkeit und Behendigkeit, während im Darm noch erhebliche Nahrungsreste vorhanden sind und eine Masse von Blutkörperchen auf's lebhafteste die Körperhöhle durchkreist, während selbst die Embryonen — deren Wachsthum abhängig vom Blute der Mutter ist (siehe die Abhandlung III) — sich ungestört weiter entwickeln, zeigen sich im Eierstock schon die ersten Zeichen ungenügender Ernährung: Eine Keimgruppe zerfällt, d. h. sie macht genau den Process durch, den ich in seinem normalen Auftreten als Nährkammer-Bildung bezeichnet habe; blasige Epithelzellen hüllen die sich lösende Keimgruppe ein, ihr Protoplasma wandert in die Blasenzellen hinein und löst sich auf.

Der zweite Punct von Bedeutung scheint mir darin zu liegen, dass eine ganz bestimmte Reihenfolge eingehalten wird in Bezug auf den Eintritt der Auflösung. Ohne alle Ausnahme löst sich stets zuerst die vorderste Keimgruppe, d. h. diejenige, welche unmittelbar auf den Keimstock folgt. Dies ist nur dann nicht der Fall, wenn diese Keimgruppe noch ganz jung ist, also eigentlich dem Keimstock selbst noch zugerechnet werden muss.

Wenn aber auch zwei oder mehr gleich weit entwickelte Eigruppen den Eibehälter füllen, so beginnt der Zerfall ausnahmslos immer an der vordersten Gruppe und schreitet von da nach hinten voran. Es hat mir dabei so geschienen, als ob auch die Dotter-Elemente mit ins Innere der Epithelzellen gelangten, jedenfalls nur passiv durch das Ei-Protoplasma mit hineingezogen. Die Auflösung schreitet aber nicht continuirlich fort, sondern etappenweise, der unsichtbare Feind — Nahrungsmangel — zehrt zuerst das eine Vorraths-Magazin auf, erst, wenn er mit diesem fertig ist, macht er sich an das zweite. Wenn irgend etwas, so beweist dieser Umstand, dass das aufgelöste Protoplasma zuerst wieder als Nahrung für die anderen Eigruppen verwandt wird, denn wie sollte es denkbar sein, dass von zwei gleich weit entwickelten Eigruppen die eine hinreichende Nahrung im Blute fände, die andere nicht? Dasselbe wird auch durch die weitere Beobachtung bestätigt, dass bei hungernden Thieren dem

Digitized by Google

Zerfall und der gänzlichen Resorption mehrerer Eigruppen niemals sogleich auch der Zerfall des Keimstockes nochfolgt, dass vielmehr dieser Letztere wächst, neue Keimgruppen in den Eibehälter vorschiebt, die freilich dann nicht mehr lange fortwachsen, sondern bald auch in die allgemeine Auflösung hineingezogen werden.

Während dieser Vorgänge leidet das Allgemeinbefinden des Thieres nicht bedeutend, soweit sich dies aus seinem Benehmen schliessen lässt; allerdings werden seine Bewegungen nicht mehr so rapid ausgeführt, wie früher, aber sie sind immer noch lebhaft genug und auch die Blutcirculation ist noch vollkommen ungestört. Teleologisch aufgefasst würde man also sagen, bei Nahrungsmangel löste sich zuerst der nahrungsreiche Inhalt der Fortpflanzungsorgane auf, um dadurch das Leben des Individuums zu erhalten und über die gefährdende Hungerzeit hinweg zu bringen. Richtiger wird man natürlich auch hier nach den Ursachen fragen, die es mit sich bringen, dass gerade die Fortpflanzungsorgane zuerst von dem Mangel betroffen werden, und die Antwort darauf kann nicht schwer fallen.

Ein Wink für dieselbe liegt in der Thatsache, dass — soweit meine sehr zahlreichen Beobachtungen reichen — niemals das Keimlager selbst der Auflösung verfällt, sondern immer nur die Keimgruppen und zwar zuerst die in den Eibehälter bereits vorgerückten, d. h. die am weitesten in der Eientwicklung vorgeschrittenen. Man wird es kaum eine Hypothese nennen wollen, wenn man annimmt, dass der Stoffwechsel in der dotterabscheidenden Eizelle ein lebhafterer ist, als in der jungen Ei- oder Keimzelle; das enorme Wachsthum, die rasche Abscheidung von Deutoplasma-Elementen sind ohne gesteigerten Stoffwechsel überhaupt nicht möglich. So würden wir denn dahin geführt, wohin die Beobachtungen an Leptodora früher schon geleitet hatten, zu der Annahme, dass in der wachsenden Eizelle ein labiles Gleichgewicht besteht, welches durch die kleinste Ernährungshemmung sogleich zerstört wird und zum Zerfall der Zelle, zur Rückbildung führt. Wie bei Leptodora und vielen andern Daphnoiden die Eizelle nur dann zum Ei heranwachsen kann, wenn ihr zur rechten Zeit eine intensive Ernährung zu Theil wird durch das aufgelöste Protoplasma anderer Keimzellen, wie sie aber, wenn diese ausbleibt, nicht auf dem einmal erreichten Grössenstadium stehen bleibt, sondern der Auflösung verfällt, so scheint auch bei dem endlichen Auswachsen der schon reichlich dotterhaltigen Eizelle von Sida ein bestimmter Concentrationsgrad des Blutes ihre Weiterentwicklung zum reifen Ei zu bedingen. Wird ihr statt dessen, wie

Digitized by Google

beim Hungern der Fall sein muss, nur ein Blut von geringerer Concentration geboten, so ist sie unvermögend nicht nur weiter zu wachsen, sondern auch auf dem einmal erreichten Stadium zu verharren, das labile Gleichgewicht ihrer chemischen Constitution ist zerstört, sie verfällt der Resorption.

Leicht verständlich erscheint ferner von diesem Gesichtspunct aus, dass die übrigen Keimzellengruppen nicht sogleich auch sich auflösen, sondern so lange noch wachsen, als ihnen durch die Auflösung der grossen Eigruppen noch Nahrung zufliesst, dass sie dann aber, wenn dieser Zufluss aufhört, auch ihrerseits nicht im Stande sind, im Wachsthum einfach stehen zu bleiben, sondern nun denselben Process der Rückbildung eingehen, den jene bereits durchlaufen haben.

Wenn aber gefragt wird, warum nicht auch das Keimlager zuletzt ebenfalls sich auflöst, so kann die Antwort darauf nur lauten: weil das Thier früher stirbt, und auch dies lässt sich verstehen, denn wenn die Ernährung vom Blute aus bei andauernder Inanition so mangelhaft wird, dass selbst der relativ schwache Stoffwechsel in dem Keimlager nicht mehr genügend vor sich gehen kann, dann leidet auch die zellige Structur anderer Organe, die für die Erhaltung des Lebens wichtig sind, und das Leben des Thieres wird unmöglich.

So dürften vielleicht diese Beobachtungen an einem kleinen, fast mikroskopischen Kruster einiges Licht auf die bekannte Thatsache werfen, dass bei vielen hochorganisirten Thieren (besonders Raubthiere unter den Säugern) der Einfluss der Gefangenschaft stets zuerst sich in einer mangelhaften Thätigkeit der Geschlechtsdrüsen, in mehr oder weniger absoluter Sterilität geltend macht.

## 3. Die Gattung Latona.

Auch die zuerst von O. F. Müller in dänischen Seen aufgefundene und neuerdings von P. E. Müller ebendaselbst wiedergefundene prachtvolle Latona setifera fehlt nicht — wie bisher angenommen wurde — in Deutschland. Ich habe sie durch nächtliche Fischerei in zahlreichen Individuen beiderlei Geschlechts aus dem Bodensee erhalten.

Die Eibildung schliesst sich so genau an die von Sida an, dass ich darüber nichts hinzuzufügen habe. Uebrigens habe ich nur Sommereier beobachtet, Wintereier sind mir nicht zu Gesicht gekommen, da stürmisches Wetter die Herbeischaffung der Thiere zur muthmasslichen Zeit ihrer Wintereibildung verhinderte (November). Man wird aber mit der Annahme nicht irre gehen, dass auch die Wintereier sich ähnlich wie bei Sida verhalten und bilden.

Digitized by Google

## IV. Familie der Polyphemidae.

Von den beiden hierher gehörigen Unterfamilien der Polypheminae und der Leptodorinae ist die Bildung der Wintereier bei der letzteren bereits in der ersten Abhandlung dieser »Beiträge« ausführlich dargelegt worden. Die Sommereibildung von Leptodora war schon vorher von P. E. Müller geschildert worden.

Von der andern Gruppe, der der Polypheminae, hat Müller die Gattung Bythotrephes untersucht, ohne indessen volle Sicherheit über den Modus der Eibildung erlangen zu können. Müller hält es für wahrscheinlich, dass hier — wie er es auch für Moina vermuthete — die Sommereier aus je einer Keimzelle ohne Hülfe von Nährzellen hervorgehen, und die ungemeine Kleinheit der fast ganz dotterlosen Eier schien eine solche Vermuthung zu rechtfertigen.

Dennoch verhält sich die Sache nicht so, sondern die Sommereier der Polypheminen entstehen aus vierzelligen Keimgruppen, ganz ebenso, wie bei allen andern Daphnoiden.

Meine Beobachtungen sind an den beiden einzigen Süsswasser-Gattungen: Polyphemus und Bythotrephes angestellt, die marinen Podon und Evadne kenne ich nicht aus eigner Anschauung.

### 1. Die Gattung Polyphemus.

Bei Polyphemus erscheint der Eierstock, so lange die Dotterbildung noch nicht eingetreten ist, als eine rundliche, keulenförmige Masse, welche sich nach hinten in einen Oviduct von enormer Dicke fortsetzt; derselbe übertrifft nicht selten den darunter liegenden Darm an Durchmesser. Vom Keimlager ist nichts zu sehen, denn die Gruppe kleinerer Zellen, welche nach oben den grossen Keimzellen auflagern, sind nicht junge Keimzellen, sondern Theile eines Fettkörperstranges, der sich vor dem Eierstock in die Höhe schlägt und in späterer Zeit auch deutlich als ein vom Eierstock ganz getrenntes Gebilde sich kund giebt (Fig. 28 *F*). Das Keimlager selbst ist schwierig zu erkennen, doch glaube ich mit Sicherheit angeben zu können, dass dasselbe hier (wie auch bei dem verwandten Bythotrephes) nach hinten gerichtet ist und unterhalb des Oviductes der Wand desselben dicht angeschmiegt ist (Fig. 28, *Kl*). Später, wenn das Thier mehr heranwächst oder wenn in Zusammenhang mit der Wintereibildung der Oviduct ein körniges Secret absondert, entzieht sich das Keimlager vollständig dem untersuchenden Blick.

An jüngeren Eierstöcken besteht die Hauptmasse des Organs aus ein-, zwei- bis viermal vier Keimzellen, je nachdem ein oder mehr Eier

Digitized by Google

gleichzeitig ausgebildet werden sollen (Fig. 28, *Ov*). Die Keimzellen liegen so nebeneinander, dass die Zusammengehörigkeit von je vieren sich nicht sicher erkennen lässt, und selbst nach erfolgter Dotterabscheidung in der Eizelle würde man bei dieser Art wohl schwerlich zum Begriff der Keimgruppen und Nährzellen gelangt sein, kennte man beide nicht schon von andern Daphnoiden her. Die Keimzellen rücken hier auch nicht in einer Reihe vor, und deshalb ist es schwer zu sagen, ob es stets die dritte ist, welche zum Ei wird. In Fig. 29 z. B. scheint zwar bei der untern Keimgruppe die dritte, bei der obern aber die zweite zur Eizelle geworden zu sein, doch könnte Letzteres wohl auf einer secundären Verschiebung beruhen. Im Uebrigen verhält sich die Weiterentwicklung des Eies ganz wie bei den übrigen Daphnoiden. Die Eizelle wächst, während die Nährzellen schwinden; soll ein Winterei gebildet werden, so lagern sich feine, dunkele, bei auffallendem Licht braunrothe Dotterkörnchen in der Eizelle ab (Fig. 29), vermehren sich stetig und lassen nur eine Randzone von Protoplasma ganz frei. Der Kern der Eizelle wird bald völlig verdeckt, und ich kann nichts über sein weiteres Schicksal aussagen.

Irrthümlich ist es, wenn Leydig angiebt, dass Polyphemus nur zwei Wintereier auf ein Mal zur Reife bringe. Bei Bythotrephes verhält es sich so, bei Polyphemus dagegen fand ich selten nur zwei, meist vier Eier im Brutraum, zuweilen aber auch mehr, bis zu sieben. Die Differenz zwischen meinen und Leydig's Beobachtungen wird darauf beruhen, dass Leydig Ende September, ich dagegen Ende November die Art zu Gesicht bekam. Jüngere Weibchen produciren vermuthlich[1]) nur je ein Ei in jedem Ovarium.

Ein Ephippium wird hier so wenig wie bei Bythotrephes gebildet, vielmehr erhalten die Eier auf ganz andere Weise eine schützende Hülle.

Leydig schon beobachtete »häufig, aber doch nicht constant zugleich mit den Wintereiern eine graue, feinkörnige Substanz« im Brutraum, deren Herkunft ihm unbekannt blieb. Diese Substanz ist ein Secret des Eileiters, wird schon lange vor Reifung der Eier in diesem angehäuft und zugleich mit den Eiern in den Brutraum entleert. Sie ist bestimmt, eine dicke, gallertige Umhüllung um die Eier zu bilden, welche ausserdem noch eine sehr derbe Dotterhaut erhalten.

Ich habe den ganzen Process genau verfolgt, nicht nur, weil er mir

1) Diese Vermuthung kann ich nach neueren Untersuchungen zur Gewissheit erheben. Unter sehr zahlreichen jungen Weibchen, welche zum ersten Mal Eier, und zwar Wintereier, producirten, befand sich nicht ein einziges mit mehr als einem Ei in jedem Ovarium. Schon bei der zweiten Trächtigkeit aber wurden je zwei Eier in jedem Ovarium gebildet.

Digitized by Google

an und für sich interessant schien, sondern auch, weil die Verschiedenheit oder Gleichheit der Hüllenbildung am ersten noch Auskunft erwarten liess über das relative Alter der ganzen Einrichtung der Wintereier.

Es war oben schon vom Eileiter die Rede, als von einem sehr voluminösen Organ, und in der That kann es keinen grösseren Gegensatz geben, als dieses darmartige Rohr mit dicker Epithelwandung, aussen von feiner Cuticula bekleidet, innen ohne Grenzmembran und den Eileiter der übrigen Daphnoiden. Nur Leptodora zeigt ebenfalls einen langen und geräumigen Eileiter, aber die Wandung desselben ist ungemein dünn, ohne geschlossene Epithellage, scheinbar nur aus Cuticula bestehend. Der Eileiter von Polyphemus macht zweimal eine scharfe Biegung und mündet dann ganz hinten in den Brutraum ein. Die Secretion der »feinkörnigen, grauen Substanz« geht von den Epithelzellen aus, in deren Innerem man feine dunkle Körnchen hofartig den Kern umgeben sieht, sobald die Dotterausscheidung in den Eizellen begonnen hat (Fig. 29, *Od*). Diese Körnchen treten dann sammt einer hyalinen, weichen Grundsubstanz in das Lumen des Oviductes ein und häufen sich dort als eine äusserst feinkörnige, gleichmässige graue Masse mehr und mehr an. Wenn die Eier nahezu fertig und zum Austreten bereit sind, bildet der Oviduct einen mächtigen retortenförmigen Beutel, der das Ovarium zur Hälfte bedeckt und prall mit dem grauen Secret gefüllt ist (Fig. 30, *Od* u. *Od'*). So indessen nur bei der Winterei-Bildung; bei Weibchen, welche Sommereier hervorbringen, ist der Eileiter ungleich kürzer und dünnwandiger (Fig. 28 *Od*).

Das Ueberfliessen der Eier habe ich bei Polyphemus nicht beobachtet; unmittelbar nach dem Uebertritt der Eier liegen diese, kuglig zusammengezogen, inmitten des ganz mit grauem Secret erfüllten Brutraumes und zwar immer unmittelbar aneinanderhängend (Fig. 34, *Ei*). In einer Bucht zwischen ihnen, oder auch etwas von ihnen entfernt, sieht man eine Gruppe von 10—12 kleinen, hellen kugligen Zellen (*x*), welche beim Austreten des Eies mit herübergerissen sein müssen. Sind es Samenzellen oder etwa die Reste der nicht vollständig verbrauchten Nährzellen? Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, darüber volle Sicherheit zu erlangen, doch neige ich, trotz der abweichenden Gestalt, dazu, sie für Samenzellen zu halten. Der Umstand, dass sie bald körnig zerfallen, spricht nur scheinbar gegen diese Deutung, da eine einzige Samenzelle zur Befruchtung nicht nur genügen muss, sondern eine doppelte Befruchtung überhaupt schwer denkbar ist. In Fig. 33 hat der körnige Zerfall dieser Zellen bereits begonnen.

An den frisch übergetretenen Eiern erkennt man keine helle Randzone, die ganze Kugel besteht aus braunrothem Dotter. So bleibt sie

Digitized by Google

über 24 Stunden lang. Unterdessen aber verändert sich die graue Substanz, in welcher die Eier eingebettet liegen, in sehr merkwürdiger Weise. Man bemerkt zuerst, wie rund um jedes Ei herum die Grundsubstanz sich aufhellt, es entsteht eine körnchenfreie, helle Zone und zwar nicht etwa durch Auflösung der Körnchen, sondern durch Auswanderung derselben in centrifugaler Richtung vom Ei aus. Wie wenn ein sanfter Wind in Nebelmassen eingreift und sie hier mehr, dort weniger zurückdrängt, so geht scheinbar vom Ei eine Kraft aus, welche die Körnchen wie Wolken zurückscheucht (Fig. 33 *A*). Sie häufen sich dann dicht an jenseits der hellen Zone und lagern sich schliesslich als dunklere, bräunliche Masse der Wand des Brutraums an.

Während aber zuerst die helle Zone unbestimmt wolkig begrenzt erschien, wird sie nach einigen Stunden ein scharf begrenzter kreisförmiger Hof (Fig. 33 *B* u. *C*), der nichts Anderes ist, als die Gallerthülle, welche das abgelegte Ei umgiebt und welche bei der Berührung mit Wasser auf das vierfache Volum anschwillt.

Die Dotterhaut bildet sich erst nach der Gallerthülle. Am zweiten Tag nach dem Uebertreten der Eier fängt der Dotter an, sich von der Peripherie der Eikugel langsam zurückzuziehen. Sofort bildet sich auch eine feine Cuticula auf der Oberfläche des Protoplasma. Allein das Zurückdrängen der Deutoplasmakörnchen gegen das Centrum des Eies dauert fort und es entstehen Bilder, die einigermassen an die zurückweichenden Nebel der Gallertkörnchen erinnern. Das Zurückdrängen erfolgt auch hier ungleichmässig, und zwar geschieht es derart, dass zuerst helle, körnchenfreie Flecke auf der ganzen Oberfläche des Eies entstehen, zwischen welchen die Deutoplasmakörner wie Strahlen verlaufen, zuerst in Form breiter, bandartiger Streifen, die aber bald spitz werden, sich dann auch an der Basis verdünnen, sich von der Schale zurückziehen und schliesslich eine breite Zone hellen, körnchenfreien Protoplasmas zurücklassen, welche gleichmässig den ganzen Dotter umgiebt (Fig. 34 *A* u. *B*). Auf einem gewissen Stadium dieses Scheidungsprocesses von Proto- und Deutoplasma des Eies könnte man fast glauben, den Beginn embryonaler Entwicklung vor sich zu haben, denn im ganzen Umkreis des Eies zeigen sich mehr oder weniger regelmässig grosse helle Flecke in dunklerem, körnigen Grunde, etwa wie Kerne der ersten Zellen einer Keimhaut (Fig. 34 *D* u. *E*). Allein allmälig verziehen sich die feinen Körnerstreifen immer mehr (Fig. 34 *C*) und damit schwindet das Trugbild.

Auf diese Weise entsteht nicht nur bei Polyphemus, sondern auch bei Sida und Daphnella, wahrscheinlich sogar bei allen Wintereiern mit dicker Schale eine Schicht von Protoplasma an der Oberfläche des

Digitized by Google

Eies, durch deren theilweise Erhärtung die Schale gebildet wird. Bei Polyphemus wächst die Schale bis zu der erheblichen Dicke von 0,0066 Mm. an.

In diesem Zustand wird das Ei abgelegt, zuweilen — wenigstens in Gefangenschaft — auch schon früher und man findet dann je 2, 3, 4 oder noch mehr Eier auf einem Haufen beisammen am Boden des Gefässes und zwar mittelst der Gallerthülle diesem leicht anhaftend. Das fertige Ei sieht bei auffallendem Licht weiss aus, mit röthlich durchschimmerndem Dotter, die Schale selbst ist ockergelb, durchsichtig. Das Ei mit der Gallerthülle ist schwerer als Wasser und sinkt sofort zu Boden, ein Umstand, der vielleicht die Verbreitung der Art erschwert und es einigermassen verstehen lässt, dass dieselbe zwar über ein grosses Gebiet verbreitet ist, aber doch nur in wenigen Seen und Teichen vorkommt und oft nur in einem von vielen benachbarten, welche alle ihr einen ebenso passenden Aufenthalt bieten würden [1]. Doch gebe ich diese Vermuthung mit allem Vorbehalt, da ich Grund habe, zu glauben, dass das Vorkommen des Polyphemus sehr leicht übersehen wird und dass seine wahre Verbreitung deshalb nur sehr mangelhaft gekannt ist.

Es bleibt mir noch übrig, nachzuweisen, dass auch die kleinen, fast dotterlosen Sommereier aus je vier Keimzellen hervorgehen. Eine directe Verfolgung der Keimzellen bei ein und demselben Individuum vom Beginn der Dotterbildung bis zum Uebertritt der Eier in den Brutraum ist mir bisher nicht gelungen, ebenso wenig konnte ich mit Sicherheit erkennen, dass die äusserst minimale Dotterabscheidung nur immer in je einer von vier Zellen erfolgt. Die Zartheit der Thiere und andererseits die grosse Blässe des Dotters, sowie der Keimzellen selbst, in Verbindung mit ungünstiger Lagerung des Ovariums gerade über dem stets mit rothem Chymus angefüllten Magen vereitelte meine Bemühungen.

Dennoch kann ich mit Bestimmtheit angeben, dass auch hier je vier Keimzellen zur Ausbildung eines Sommereies verwendet werden müssen, ganz so, wie bei den übrigen Daphnoiden. Man findet nämlich stets viel mehr nahezu reife Keimzellen in jedem Ovarium, als Eier in den Brutraum treten, und zwar stets eine durch vier theilbare Zahl. So beobachtete ich Anfang Juni kein Polyphemus-Weibchen, welches mehr als 9 Embryonen oder Sommereier im Brutraum getragen hätte, wohl aber zahlreiche

1) Dr. Anton Fric fand z. B. den Polyphemus Oculus nur in einem von sieben genau durchforschten grossen Fischteichen Böhmens. Sitzungsberichte der k. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften, 7. Febr. 1878.



Digitized by Google

Thiere, welche deren nur vier aufwiesen. Nun enthielt aber das Ovarium nie weniger als acht der Reifung entgegengehende Keimzellen, nicht selten deren mehr, zwölf, sechzehn bis zwanzig. Da nun von einem Ovarium höchstens fünf Eier geliefert werden können, wenn nicht mehr als neun von beiden Ovarien zusammen gebildet werden, so ist der Schluss unvermeidlich, dass die grösste Anzahl der reifenden Keimzellen als Nährzellen functionirt. Hält man dann die kleinsten und grössten Ziffern der gefundenen Keimzellen des Ovariums und der Sommereier im Brutraum gegeneinander, so entsprechen je acht Keimzellen in jedem Ovarium genau dem geringsten Eiergehalt des Brutsackes, nämlich vier Eiern unter der Voraussetzung, dass je vier Zellen ein Ei bilden, und ganz ebenso entsprechen sechzehn Keimzellen im einen, zwanzig im andern Ovarium der höchsten beobachteten Eierzahl neun. So kann also wohl kein Zweifel sein, dass auch bei Polyphemus ein Ei aus vier Keimzellen hervorgeht.

### Bythotrephes.

Bei dieser Gattung hält es wie bei Polyphemus nicht ganz leicht, Lage und Gestalt des Ovariums sicher zu erkennen. Am klarsten sieht man dasselbe bei ganz jungen Individuen oder bei reifen Embryonen. Hier erkennt man das Keimlager in der hintersten Spitze des Organes (Fig. 25 *C*), an der Stelle, an welcher der schon von P. E. Müller abgebildete Oviduct abgeht, um in den hintersten Abschnitt des Brutraumes zu münden. Nach vorn zu folgen auf das Keimlager entweder direct zwei reifende Eigruppen, wie in Fig. 25 *C*, oder vorher noch eine als Keimstock zu bezeichnende Doppelzeile junger Keimgruppen. Das Organ stimmt also im Wesentlichen mit dem von Leptodora überein.

So sicher ich nun auch deutlich von einander abgegrenzte Keimgruppen bei dieser Gattung beobachtet habe, so gelang es doch nicht, die Entwicklung des Sommereies durch alle Stadien continuirlich zu verfolgen. Soviel kann ich jedoch mit Bestimmtheit angeben, dass — entgegen der Vermuthung von P. E. Müller — auch hier aus je vier Keimzellen nur ein Ei hervorgeht.

Der Beweis dafür lässt sich auf ähnliche Weise, wie bei Polyphemus, führen.

Die Zahl der Sommereier, welche bei Bythotrephes gleichzeitig ausgebrütet werden können, schwankt zwischen sehr engen Grenzen. Ich habe auch in den grössten Mutterthieren nie mehr als vier Embryonen gesehen, häufig nur drei oder zwei, selten nur einen. Wenn Liljeborg, der verdiente schwedische Forscher, ein Bythotrephes-

Digitized by Google

weibchen mit etwa zwanzig Embryonen im Brutsack abbildet[1]), so muss ich glauben, dass dies auf einem Irrthum beruht. Die Embryonen erreichen bei Bythotrephes eine so colossale Grösse, dass ihrer zwanzig den Brutsack mindestens zur fünffachen Grösse des ganzen Mutterthieres ausdehnen müssten, was doch niemals beobachtet wird und auch auf Liljeborg's Zeichnung keineswegs der Fall ist. Derselbe ist vielmehr dort etwa so gross, als er bei vier nahezu reifen Embryonen zu sein pflegt.

Sollte aber auch eine grössere Anzahl von Embryonen, vielleicht bei alten Weibchen, vorkommen, so ist es doch bei jungen, zum ersten Mal trächtigen Thieren unzweifelhaft, dass niemals mehr als zwei Eier aus jedem Ovarium gleichzeitig austreten, dass somit niemals mehr als vier Embryonen zu gleicher Zeit im Brutsack enthalten sind. Nun enthält aber jedes Ovarium vor der Entleerung dieser ersten Eier in den Brutraum ganz regelmässig acht reifende Keimzellen deutlich zu zwei Keimgruppen vereinigt (Fig. 25 *C*). Der obige Schluss, dass jedes Ei sich aus je einer Keimgruppe bildet, ist also unvermeidlich.

Es lässt sich aber auch weiter feststellen, dass nur eine der vier Zellen, und zwar die dritte vom Keimlager aus, zum Ei wird, da der äusserst spärliche Dotter (*Dp*) nur in dieser Zelle abgeschieden wird. Bilder wie Fig. 25 *C* sind für diesen Satz beweisend.

Auch für das Winterei ist die Herleitung von einer Keimgruppe sicher, dagegen ist es hier nicht leicht, sich ganz von dem ketzerischen Gedanken zu befreien, dass die vier Zellen durch Zusammenfliessen das eine und stets einzige Ei des Eierstocks bilden. Ich habe früher eine ähnliche Entstehungsweise der Eier für Musca angegeben, irrthümlicherweise, wie ich jetzt glauben muss, dass aber der Gedanke an die Möglichkeit einer solchen Eibildung theoretisch ungereimt sei, kann ich durchaus nicht zugeben. Das Ei ist allerdings immer und überall nur eine Zelle, aber verliert es dadurch seine Einheit, dass es bei allen Daphniden das gelöste Protoplasma der drei Nährzellen, bei Leptodora der sieben, bei Daphnia und Moina der über vierzig Nährzellen in sich aufnimmt? Oder ist es so ganz etwas Anderes, wenn es dieses Protoplasma durch directe Anlagerung sich zu eigen machen sollte? Ich glaube, nur die Thatsachen können entscheiden, ob so Etwas vorkommt oder nicht, wenn es aber wirklich vorkäme, so würden wir darin eine neue Ernährungsweise des Eies

1) Öfvers. Vetensk. Akad. Förhandl. XVII; eine Copie der Abbildung in: Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs; Arthropoden von Gerstäcker, Taf. XX, Fig. 10.



Digitized by Google

erkennen müssen, Ernährung durch Apposition, die Eizelle würde aber dem unbeschadet Eizelle und eine Zelle bleiben. Nennt man doch auch die sogenannten Riesenzellen der Tuberkel deshalb nicht weniger Zellen, weil sie das Protoplasma einer Anzahl von weissen Blutkörperchen in sich aufgenommen haben und zwar nicht in Lösung, sondern in festweichem Zustande, wie dies die schönen Arbeiten von ZIEGLER [1]) ausser Zweifel gestellt haben.

Was aber die Thatsachen betrifft, so kann ich sie leider nicht so vollständig vorlegen, als wünschenswerth wäre. Sicher ist, dass vierzellige Keimgruppen deutlich abgegrenzt vorhanden sind, ehe die Dotterbildung beginnt. Sicher ist ferner, dass anfänglich Dotterkörnchen in allen vier Zellen ausgeschieden werden. Sicher ist ferner, dass vor dem Austritt des Eies in den Brutraum vier grosse, deutlich durch scharfe Linien umrissene grosse Dotterballen den Eierstock füllen, und dass diese vier Ballen, von denen einer auf dem andern liegt, beim Ueberfliessen in den Brutraum ein einziges Ei bilden. Nicht sicher aber liess sich beobachten, ob etwa eine jede der vier Zellen zu je einem Dotterballen wird, und so scheint mir die andere Auslegung bei weitem wahrscheinlicher, dass zwar hier die Dotterbildung in den drei Nährzellen weiter vorschreitet als bei Moina und bei Macrothrix, dass aber doch später diese Zellen resorbirt werden, dass ihr Protoplasma und ebenso ihr Dotter in gelöstem Zustand von der Eizelle aufgenommen wird und nun diese allein die Dotterbildung fortsetzt. Die vier grossen Dotterballen am Ende der Entwicklung würden dann nur der Ausdruck der Buchten der Leibeshöhle sein, in welche sich die Eimasse hineindrängt, wie dies in ähnlicher Weise auch bei vielen andern Daphnoiden der Fall ist. Der Umstand, dass bei allen Daphnoiden, welche genaue Beobachtung zulassen, stets die drei Nährzellen gelöst werden, nicht aber mit der Eizelle direct verschmelzen, spricht entschieden für diese letztere Auffassung, so sehr man auch sonst Ursache hat, mit Analogieschlüssen vorsichtig zu sein, und dieser Schluss wird nur noch befestigt, wenn man weiss, wie schwierig es auch bei andern Arten manchmal ist, sich zu überzeugen, dass das Ei nicht durch Verschmelzung sondern nur aus einer Zelle gebildet wird (Daphnia Pulex, Pleuroxus trigonellus).

Es wird also, so lange nicht der bestimmte Nachweis für eine andere Bildungsweise geliefert ist, angenommen werden müssen, dass auch das Winterei von Bytotrephes wie das aller andern Daphnoiden entsteht, d. h. nur aus einer Zelle der Keimgruppe.

1) Experimentelle Untersuchungen über die Herkunft der Tuberkelelemente, mit besonderer Berücksichtigung der Histogenese der Riesenzellen. Würzburg 1875.

Digitized by Google

Oefters konnte ich das Ueberfliessen des Eies in den Brutraum beobachten, und gewöhnlich strömt gleichzeitig je ein Ei aus jedem Ovarium über. Unmittelbar vorher ist der Brutraum nur eine enge Spalte, nach hinten von der eigentlichen Schale, einer Duplicatur der Haut, begrenzt, nach vorn von der in eigenthümlicher Weise umgewandelten und in den Brutsack vorgetriebenen Wand des Rückens. Dieselbe besteht aus einer äusserst feinen Cuticula und aus einer unmittelbar unter dieser liegenden mächtigen Schicht von Drüsenzellen (Fig. 26 *A*, *Dz*). Morphologisch sind diese Zellen nichts Anderes als Haut- oder Hypodermiszellen, wie später noch genauer begründet werden soll, ihre physiologische Rolle aber ist bei Bythotrephesweibchen, welche in Wintereibildung begriffen sind, die einer schalenbildenden Drüse, sie liefern den Stoff zur Bildung eines Theils der dicken gelben Schale der Wintereier.

Sobald die frisch in den Brutraum eingetretenen Eier sich kuglig zusammengezogen haben, beginnt die Bildung einer zuerst sehr feinen Dotterhaut durch Erhärtung der Protoplasmarinde des Eies. Diese ist hier lange nicht so hell und homogen wie z. B. bei Leptodora, sondern enthält viele feine Dotterkörnchen, die aber nicht in die Schale eingehen, sondern in dem Maasse centripetal zurückweichen, als die erhärtende Oberflächenschicht an Dicke zunimmt. Diese verdickt sich bald bis zu 0,032 Mm. und zeigt dann deutlich eine Spaltung in zwei Schichten oder Häute (Fig. 26 *B* u. *C*), eine innere feine und eine äussere von bedeutender Dicke und feiner Längsstreifung auf dem optischen Querschnitt. Die Schale ist in diesem Stadium grau von Farbe und muss trotz ihrer Zweischichtigkeit in ihrer ganzen Dicke als Dotterhaut, d. h. als ein Product des Eies selbst betrachtet werden. Ich kann P. E. Müller nicht Recht geben, wenn er die äussere dickere der beiden Schichten als Product der Schalendrüsen ansieht. Erst auf diese doppelschichtige Dotterhaut lagert sich nun noch eine dritte Haut, eine secundäre Eihülle nach der Terminologie Hubert Ludwig's [1]) ab, und diese ist das Product der eben erwähnten Drüse. Zur Zeit der Schalenbildung findet man in jeder der Drüsenzellen stark lichtbrechende gelbe Körner verschiedener Grösse, die, auf ein Häufchen zusammengedrängt, in der Nähe des Kernes liegen; sie lösen sich in verdünnter Salzsäure ohne Gasentwicklung auf. Diese Körnchen werden, wie ich direct sehen konnte, durch feine Poren in der die Drüsenzellen überziehenden Cuticula in den Brutraum gepresst (Fig. 25 *A* u. *B*), zertheilen sich dort in feinste Körnchen wahrscheinlich durch die heftigen Bewegungen des

1) Ueber die Eibildung im Thierreich. Würzburg 1874, p. 198.

Digitized by Google

unmittelbar anstossenden Herzens (*H*), welches das Fruchtwasser in steter Fluctuation hält, und lagern sich dann der Schale von aussen auf. Im Anfang des Processes ist die ganze Schale wie gepudert mit feinsten gelben Körnchen, allmälig aber häufen sie sich zu einer dickeren Lage an und bilden dann die äusserste völlig undurchsichtige, stark gelbe Schicht der Schale.

Das fertige Ei ist kuglig, gelb, 0,53 Mm. dick. Nur so lange die Schale noch farblos ist, erkennt man den Dotter, der bei auffallendem Licht kobaltblau, bei durchfallendem grünlich-schwarz erscheint; er besteht aus feinen Körnchen, grösseren und kleineren Fetttropfen, entbehrt aber hier wie überall bei den Daphnoiden der grossen »Oeltropfen«.

Das Epithel des Eierstocks spielt bei Bythotrephes keine hervorragende Rolle; weder als blutansaugender Apparat, noch als ein Mittel für möglichst rasche Auflösung von Keimgruppen wird es verwandt, wenigstens habe ich niemals blasig angeschwellte Epithelzellen beobachtet, hier so wenig als bei Polyphemus. Resorption ganzer Keimgruppen zu Gunsten des wachsenden Eies kommen als normale Entwicklungsvorgänge bei beiden Gattungen nicht vor.

## Zusammenfassung der Beobachtungen über den Vorgang der Eibildung.

Bei allen der Untersuchung unterworfenen Daphnoiden geht die Bildung des Eies von einer Keimgruppe aus, d. h. von vier nebeneinander liegenden, ohne Zweifel genetisch zusammengehörigen Keimzellen. Bei allen Arten ist es stets die dritte Keimzelle, vom Keimlager aus gezählt, welche zum Ei wird, während die drei andern als Nährzellen functioniren, nur selten und stets nur als Ausnahmefall die zweite, niemals die erste oder vierte.

Niemals wird eine vereinzelte Keimzelle zum Ei, sondern auch bei solchen Arten, deren Eier äusserst klein und ganz oder fast dotterlos sind, geht die Bildung des Eies stets von einer vierzelligen Keimgruppe aus.

Die Bedeutung der drei sich auflösenden Zellen ist die von Nährzellen, keineswegs etwa blos die rein passive von abortirenden Keimzellen, sie sind eine wesentliche Bedingung der Eibildung, die ohne sie nicht möglich wäre. Diese Behauptung stützt sich nicht nur auf die Allgemeinheit ihres Vorkommens, sondern vor Allem auf die in allen Fällen sich gleichbleibende Beziehung zwischen ihrem Wachsthum und dem der Eizelle und zuletzt noch auf die Eibildung mittelst secundärer Nährzellen.

Digitized by Google

Während die Sommereier der meisten untersuchten Daphnoiden sich nur aus einer Keimgruppe entwickeln, wird bei den Wintereiern vieler Gattungen (Leptodora, Daphnia, Moina, Daphnella, Sida) noch eine zweite oder auch noch mehrere Keimgruppen für die Bildung eines Eies in Anspruch genommen und zwar in der Weise, dass dieselben sich auflösen und ihr Protoplasma in gelöstem Zustande der eibildenden Keimgruppe (Eigruppe) zugeführt wird. Die Auflösung dieser secundären »Nährzellen« oder »Nährzellgruppen« geht stets derjenigen der drei primären Nährzellen voraus. Die Letzteren hören erst dann auf zu wachsen, wenn die Ersteren vollständig resorbirt sind.

Ein Unterschied in dem Auflösungsprocess der primären und dem der secundären Nährzellen findet in sofern statt, als die primären Nährzellen direct resorbirt werden. Das einzige Symptom ihrer allmäligen Auflösung ist die Verminderung ihres Volumens, sie verflüssigen sich an ihrer Oberfläche bis zu vollständigem Schwund und zum Zerfall des bis zuletzt persistirenden Kernes.

Die Resorption der secundären Nährzellen geht nur theilweise direct vor sich, zum grösseren Theil geschieht sie dadurch, dass die gesammte Protoplasma-Masse der betreffenden Nährgruppe sich zertheilt und die Theilstücke (secundäre Nährballen) sich einzeln auflösen. Die Zertheilung kommt dadurch zu Stande, dass das Epithel der Eierstockswand blasig anschwillt, genährt durch die superficielle Auflösung der betreffenden Nährgruppe, dass sodann aber die zu einem oder mehreren grossen Protoplasmaballen zusammengezogenen Nährzellen in amöboide Bewegung gerathen, vermuthlich durch den Reiz, welchen die wachsenden Epithelzellen auf sie ausüben, dass stumpfe Fortsätze gebildet werden, welche in das Innere der Epithelzellen eindringen, sich dort abschnüren, kuglig zusammenziehen und sodann rasch auflösen. Bei allen Arten, bei welchen überhaupt secundäre Nährzellen vorkommen, ist dieselbe Form des Auflösungsprocesses constatirt worden. Das Ende desselben besteht darin, dass die mit Protoplasma-Lösung gefüllten Epithelzellen dieselbe durch Osmose wieder abgeben, und zwar sehr wahrscheinlich nicht an das Blut, sondern direct an die Parenchymsäfte des Eierstocks und durch diese an die Eigruppe. Der Umstand, dass bei einer sehr grossen Anzahl compact zusammengehäufter secundärer Nährzellen (Moina) stets diejenigen zuerst resorbirt werden, welche unmittelbar an die Eigruppe anstossen, spricht für diesen letzteren, kürzeren Weg, der auch dadurch nicht der unwahrscheinlichere wird, dass bei Daphnella nicht selten die von der Eigruppe am meisten entfernte Nährgruppe zuerst resorbirt wird. Denn hier

Digitized by Google

sind die Nährzellen selbst noch im Wachsthum begriffen und es steht somit der Annahme nichts im Wege, dass die gelöste Substanz zuerst den anstossenden Nährgruppen zu Gute komme und erst bei deren Auflösung der Eigruppe. Auch das Verhalten der Nährgruppen bei Daphnia bildet eher eine Bestätigung, als eine Widerlegung dieser Auffassung, denn obgleich auch dort die von der Eigruppe am weitesten entfernte Nährgruppe regelmässig zuerst sich auflöst, so ist doch gerade hier durch Anwesenheit einer grossen Menge blasiger Epithelzellen die Leitung der gelösten Stoffe zur Eigruppe ungemein erleichtert.

Wenn aber auch nicht zweifelhaft sein kann, dass diese »secundären Nährzellen« wirklich sind, was ihr Name besagt, dass sie die Function haben, durch ihre Auflösung das Eiwachsthum zu fördern, ja dasselbe überhaupt erst bis zu dem verlangten Grade möglich zu machen, so ist es doch sehr schwer, die Verhältnisse anzugeben, unter welchen sie unentbehrlich sind. Ich habe in der ersten Abhandlung dieser »Studien« schon den Versuch gemacht, aus den bei Leptodora beobachteten Thatsachen auf die Ursachen zurückzuschliessen, welche die ganze Erscheinung der secundären Nährzellen und der Nährzellen überhaupt hervorriefen. Ich kam zu dem Schlusse, dass dieselben dann eintreten, wenn eine Eigrösse erreicht werden soll, welche von einer Zelle durch blosse Ernährung vom Blute aus nicht erreicht werden kann. Secundäre Nährzellen ausser den primären werden danach in solchen Fällen erwartet werden müssen, wo die Eier eine sehr bedeutende Grösse besitzen.

Im Allgemeinen stimmen nun die Thatsachen mit diesem Postulat der Theorie ganz gut. Vor Allem stimmt damit der Umstand, dass die Einrichtung der secundären Nährzellen vorwiegend bei der Wintereibildung auftritt, denn bei allen Daphnoiden sind — wie ich dies später noch näher begründen werde — die Wintereier grösser als die Sommereier, bei den meisten ist sogar der Unterschied im Volumen ein sehr bedeutender. Auf diesen Umstand ist um so mehr Gewicht zu legen, als man in diesem Fall ein Tertium comparationis hat, denn nicht die absolute Grösse des Eies kann über die Nothwendigkeit entscheiden, ob und wie viele Nährzellen der Eizelle zu assistiren haben, sondern die relative Grösse desselben, d. h. sein Verhältniss zur Maximalgrösse, welche die betreffende Eizelle bei blosser Ernährung vom Blute aus erreichen kann. Diese wiederum wird aber abhängen von dem Maassstab, in welchem die zelligen Elemente des Körpers überhaupt ausgeführt sind, bis zu einem gewissen Grade, innerhalb gewisser Grenzen also von der Grösse des ganzen Körpers. Nun ist aber die Körpergrösse, d. h. das Volumen des Körpers nur bei solchen Thie-

Digitized by Google

ren durch die Angabe der Länge oder Höhe zu vergleichen, welche nahezu die gleiche Gestalt besitzen, also etwa bei Arten derselben Gattung, die zum Theil doch als die grössere oder kleinere Ausführung desselben Modells gelten können, nicht aber bei Thieren von stark differenter Gestalt. Da nun aber bei Arten derselben Gattung selten die Körpergrösse hinreichend verschieden ist, so käme es hauptsächlich auf die Vergleichung des Ei- und Körper-Volumens differenter Arten an und da fehlt es an der Möglichkeit einer Volumbestimmung und wir müssen uns mit der nur sehr ungefähren Durchmesser-Vergleichung behelfen. Da ist denn offenbar von hohem Werth, dass bei den Daphnoiden von jeder Art zweierlei Eier gebildet werden, die man ohne Weiteres auf dieselbe Körpergrösse oder vielmehr direct auf dieselbe vitale Leistungs- und Wachsthumsfähigkeit der Keimzelle beziehen kann. Die eine Keimzelle soll zu dem kleineren Sommerei, die andere zu dem viel grösseren Winterei werden; das Erstere wird möglich gemacht schon durch die drei primären Nährzellen, das zweite aber scheint bei Vielen erst durch die Zugabe secundärer Nährzellen möglich zu werden und zwar gerade bei Denjenigen, bei welchen die Differenz in der Grösse beider Eiarten bedeutend ist.

Von allen beobachteten Gattungen zeigt Moina die grösste Zahl secundärer Nährzellen, nämlich über vierzig, und gerade bei dieser Gattung ist die Grössendifferenz beider Eiarten erheblicher, als bei irgend einer anderen Gattung derselben Gruppe der Daphninae; beide Eier sind sphäroid, der Durchmesser des Sommereies beträgt 0,12, der des Wintereies 0,29 Mm.

Auch bei Daphnia ist die Differenz noch gross; beiderlei Eier besitzen eine ovale Form; die Durchmesser des Sommereies betragen 0,25 und 0,19 Mm., die des Wintereies 0,38 und 0,21 Mm.

Allerdings ist nicht zu übersehen, dass bei den Polypheminen die Differenz ebenfalls eine sehr grosse ist, ohne dass die Wintereibildung von der Auflösung secundärer Nährzellen begleitet würde. Hier liegt es aber auf der Hand, dass diese Differenz gewissermassen künstlich hervorgerufen ist, dadurch, dass die Sommereier im Laufe der phyletischen Entwicklung weit unter ihr ursprüngliches Volumen herabgesunken sind. Die Sommereier von Polyphemus und Bythotrephes sind dotterlos und so klein, dass kein Embryo aus ihnen hervorgehen könnte, beständen nicht Einrichtungen, welche das Ei nach seinem Uebertritt in den Brutraum mit Nahrungsstoffen versorgten. Diese Einrichtungen kommen aber nur den betreffenden Gattungen zu, sind also ganz secundären Ursprungs und die Dotterarmuth der Eier kann erst entstanden sein, während die eigenthümlichen Apparate für

Digitized by Google

die Ernährung der Embryonen sich ausbildeten. So werden also die Sommereier der Stammformen dieser Gattungen viel weniger an Volumen hinter den Wintereiern zurückgestanden haben, als dies jetzt der Fall ist und es ist sehr denkbar, dass die Einrichtung der Keimgruppen für die Erzeugung von Sommereiern hier eigentlich ganz überflüssig geworden ist und nur beibehalten wird, weil sie eben von Alters her überkommen ist.

Dass die eigenthümliche chemische Zusammensetzung des Wintereies mit der Nahrungszufuhr durch Nährzellen nichts direct zu thun hat, beweist der Umstand, dass diese auch bei der Bildung von Sommereiern vorkommen kann (Daphnella, Sida), dass dies aber stets mit bedeutender Grösse der Sommereier zusammentrifft, spricht für die versuchte Deutung des Vorganges. Hier kann nun freilich die Grösse des Sommereies nur durch Vergleich mit dem einer anderen Art beurtheilt werden, und da das Tertium comparationis, die Körpergrösse, nur ungefähr sich abschätzen lässt, so kann dieser Vergleich nur ziemlich ungenau ausfallen. Indessen stimmen die beiden Sidinen: Sida und Daphnella in der äusseren Gestalt ziemlich genau, Sida wird bis 4 Mm. lang, Daphnella nur 1 Mm., das Sommerei von Sida misst 0,35 auf 0,20 Mm. Durchmesser, das von Daphnella 0,30 auf 0,13; es ist somit keine Frage, dass im Verhältniss zur Körpergrösse das Ei von Daphnella sehr viel grösser ist, als das von Sida. Dementsprechend entwickelt sich das Erstere mit Hülfe secundärer Nährzellen, das zweite — soweit es wenigstens das erwachsene Thier betrifft — ohne solche. Ist meine, oben mit einigem Vorbehalt gegebene Darstellung der Eibildung bei jungen Siden richtig, so würde dies der denkbar schärfste Beweis für meine Theorie sein, denn danach entstünden die Sommereier der jungen Siden mittelst secundärer Nährzellen, nicht aber die der erwachsenen. Die Grösse der Eier ist bei jungen und alten Thieren genau dieselbe — wie sich dies auch kaum anders erwarten liess — das Verhältniss der Eigrösse zur Körpergrösse ist somit in der Jugend ein ganz anderes, als im Alter und es kann nicht Wunder nehmen, wenn bei jungen Thieren eine grössere Anzahl Nährzellen dem Ei zu Hülfe kommen müssen, als im Alter.

Ueber die Ursachen, welche die Auflösung einer Keimgruppe oder Keimzelle herbeiführen, haben die Beobachtungen an hungernden Thieren unerwarteten Aufschluss verschafft, sie zeigen, dass dem Zerfall eine Ernährungshemmung zu Grunde liegt. Obgleich sich dies im Allgemeinen auch schon im Voraus erwarten liess, so werfen doch die Beobachtungen an Sida ein neues Licht auf den inneren Zusammenhang der Vorgänge. Ich glaubte früher, nach den Erfahrungen

Digitized by Google

an Leptodora annehmen zu müssen, dass der Zerfall dadurch hervorgerufen werde, dass die betreffende Zelle oder Zellengruppe das »Maximum ihres Eigenwachsthums« erreicht hätte. Da sie auf dieser nicht verharren kann, sondern protoplasmatische Zufuhr erhalten muss, wenn sie noch weiter wachsen soll, so tritt also Auflösung ein, falls die Zufuhr ausbleibt.

Obgleich ich nun diesen Schluss auch jetzt noch für richtig halte — wird er doch von Neuem bestätigt durch den beobachteten Zerfall einzeln vorrückender Keimgruppen bei Daphnella — so lehren doch die Beobachtungen an derselben Daphnella, dass auch Keimgruppen in Auflösung eintreten können, welche noch sehr klein, also noch sehr weit von dem Maximum entfernt sind, welches sie durch Ernährung vom Blute aus erreichen können, und zwar nicht bei pathologisch veränderter, sondern bei normaler Blutbeschaffenheit. Wenn nun — wie die Beobachtungen an hungernden Siden zeigen — eine Ernährungshemmung die Ursache der eintretenden Resorption ist, so drängt sich die Frage auf, wie es möglich ist, dass die eine Keimgruppe, welche doch von demselben Blute umspült wird, so viel schlechter ernährt werden kann, als eine andere, dicht neben ihr liegende, und die Antwort kann wohl nur die sein, dass einzelne Keimgruppen (die eibildenden) eine stärkere Anziehungskraft auf die Nahrungsstoffe des Blutes ausüben, als die anderen, denen sie dadurch entzogen werden. In dieser Annahme liegt durchaus nichts Mystisches, wir können uns sogar die Ursache einer solchen stärkeren Assimilationskraft ganz wohl in dem lebhafteren Stoffwechsel der einmal auf dem Wege der Eibildung begriffenen Zellgruppe vorstellen. Jedenfalls giebt es analoge Fälle genug und einige lassen sich direct beobachten, wie z. B. die Anziehungskraft der durch Copulation entstandenen wachsenden Spore der Schleimpilze (Mucorineen) auf das Protoplasma der Umgebung.

So möchte ich mich wohl geirrt haben, wenn ich früher annahm, dass diejenige Zelle einer Keimgruppe zur Eizelle werde, welche hinter den anderen um ein Geringes in der Entwicklung zurückgeblieben sei. Ich gründete diese Annahme auf den Satz, dass Zellen, die auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums angelangt sind, sich aufzulösen beginnen, wenn ihnen nicht Protoplasma in Lösung zugeführt wird. Dies würde nun allerdings zu dem Schlusse führen, dass von zwei nahezu gleich weit entwickelten Keimzellen nur diejenige das Maximum überschreiten kann, welche hinter der anderen so lange zurückbleibt, bis diese das Maximum erreicht hat und nun beginnt, sich aufzulösen und dadurch protoplasmatische Lösung liefert für die im Wachsthum

zurückgebliebene Zelle. Allein bei den Keimgruppen der Daphnoiden handelt es sich nicht um zwei, sondern um vier Zellen und es ist kaum denkbar, dass stets drei davon absolut genau gleichen Schritt halten sollten im Wachsthum und nur die vierte um ein (nicht zu beobachtendes Minimum) hinter ihnen zurückbliebe. Sobald aber dies nicht der Fall ist, sobald unter den vieren zwei etwas zurückbleiben, müssten auch zwei das Maximum überschreiten und einen Anlauf zur Eibildung nehmen. Dies kommt aber niemals vor.

Aus diesem Grunde gebe ich der entgegengesetzten Ansicht den Vorzug, dass nicht die etwas zurückbleibende, sondern vielmehr die den übrigen um ein Geringes vorausgeeilte Keimzelle zur Eizelle wird, und zwar dadurch, dass sie durch den in ihr lebhafter thätigen Stoffwechsel ein stärkeres Attractionscentrum bildet, welchem die Nahrungsstoffe reichlicher zufliessen, als den drei anderen Zellen. Uebrigens ist es selbstverständlich, dass die Entscheidung darüber, welche der vier Zellen zum Ei werden soll, nicht allein von den jedesmaligen Wachsthumsverhältnissen derselben abhängt, sondern dass dabei sehr wesentlich die überlieferte und durch lange Generationsreihen hindurch vererbte Gewohnheit der dritten Zelle in Betracht kommt. So gut wir instinctive Handlungen (Bewegungs-Combinationen) auf vererbte Prädispositionen gewisser Ganglienzellen für combinatorische Leitung der eintretenden Erregung auf gewissen Nervenbahnen beziehen, müssen wir auch annehmen, dass die durch alle die zahlreichen Glieder der Daphnoiden hindurchgehende Fähigkeit der dritten Zelle der Keimgruppen, zum Ei heranzuwachsen, nicht blos auf der in jedem einzelnen Falle neu zu prüfenden Ueberlegenheit dieser Zelle beruhe, sondern auf einer durch lange Vererbung allmälig fixirten Prädisposition zur Eiwerdung, die dann freilich wiederum eine solche Ueberlegenheit setzt. Rascheres Heranwachsen und energischerer Stoffwechsel dieser Zelle in Folge begünstigter Lage werden deshalb nur die letzten Ursachen sein, auf welche die heutige Ueberlegenheit dieser Zelle zurückzuführen ist und man darf wohl aus dem gelegentlichen, wenn auch seltenen Vorkommniss, dass die zweite Zelle zum Ei wird, den Schluss ziehen, dass ursprünglich ein Kampf zwischen zweiter und dritter Zelle stattgefunden und erst allmälig der Sieg sich auf Seite der dritten fixirt hat.

Genau dasselbe wird man auch für die drei Nährzellen zugeben müssen; es handelt sich hier um die Vererbung einer längst fest gewordenen Einrichtung, und wenn wir uns nach deren Ursachen umsehen, so kann es sich dabei nur um die letzten Ursachen handeln, um die-

Digitized by Google

jenigen, welche die Gewohnheit der Zellen, Ei- oder Nährzelle zu werden, hervorgerufen haben.

Man könnte nun vielleicht geneigt sein, die Ursache, warum bei den Nährzellen Auflösung eintritt, nicht in ihnen selbst zu suchen, dieselbe also nicht davon abzuleiten, dass sie auf dem erreichten Maximum ihres Eigenwachsthums nicht stehen bleiben können, sondern vielmehr in den Eigenschaften der Eizelle, in der für dieselbe postulirten Assimilationsenergie. Man würde sich dann also vorstellen, dass die wachsende Eizelle zersetzend auf die Nährzellen einwirke. Dagegen aber spräche entschieden die Beobachtung, dass bei Daphnella öfters, bei Daphnia sogar regelmässig nicht diejenige von mehreren Nährgruppen zuerst in Auflösung übergeht, welche unmittelbar an die Eigruppe anstösst, sondern vielmehr diejenige, welche ihr am fernsten liegt. Es kann aber unmöglich angenommen werden, dass eine Anziehungskraft irgend welcher Art in der Ferne stärker wirke, als in der Nähe.

Auf diese Weise würden, soviel ich sehe, die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen theoretisch in Einklang gesetzt: einerseits die Wachsthums- und Resorptions-Erscheinungen bei der normalen Eientwicklung, andererseits die pathologischen Erscheinungen der Resorption, welche bei hungernden Thieren eintreten. Es erklärt sich so vor Allem auch die bei Letzteren sich stets wiederholende, auffallende Erscheinung, dass nicht alle Keimgruppen gleichzeitig sich rückzubilden beginnen, sondern dass der Auflösungsprocess successiv auftritt und in einer bestimmten Reihenfolge eine Keimgruppe nach der anderen befällt, wie dies oben bei Sida im Näheren dargelegt wurde. Uebrigens betrachte ich auch diese theoretische Zurechtlegung nur als eine provisorische, da vor Allem erst eine breitere Basis von Thatsachen vorhanden sein muss, ehe sich mit Sicherheit eine Theorie aufbauen lässt.

Wenn aber auch die Allgemeinheit der Einrichtung der Keimgruppen auf ein sehr hohes Alter derselben schliessen lässt, so deuten doch gewisse Erscheinungen auf einen noch älteren Modus der Eibildung hin, auf den denkbar einfachsten, bei welchem jede Keimzelle Dotter abscheidet und zum Ei wird. Ich wüsste wenigstens dem vorübergehenden Auftreten von Dotterelementen in den drei primären Nährzellen, wie es bei mehreren Arten — Daphnella, Sida, Moina, Macrothrix, Bythothrephes — beobachtet wurde, keine irgend nennenswerthe physiologische Bedeutung zuzuschreiben und möchte es nur als phyletische Reminiscenz auffassen. In allen genau verfolgten Fällen handelt es sich immer nur um einen ersten Anlauf zur Dotterabscheidung, auf welchen dann Stillstand eintritt.

Digitized by Google

Bei den meisten der erwähnten Arten sind es immer nur die Wintereier, bei deren Bildung abortive Dotterkörnchen in den Nährzellen auftreten und man würde daraus wohl auf das höhere Alter der Wintereier schliessen dürfen, wenn nicht bei Macrothrix auch die Sommerkeimgruppen dieselbe Erscheinung zeigten.

---

Was schliesslich die Bildung der Eihüllen angeht, so ist auch hier eine Uebersicht der Erscheinungen nicht ohne Interesse.

Alle Daphnoiden-Eier besitzen eine Dotterhaut, d. h. eine cuticulare Erhärtung der äussersten Schicht des Eies, ein Umwandlungsproduct des Protoplasma. Diese Dotterhaut ist structurlos und sehr zart bei allen Sommereiern, sowie bei denjenigen Wintereiern, welche nicht frei, sondern eingeschlossen in einer accessorischen, von der abgestreiften Haut des Mutterthieres gebildeten Hülle abgelegt werden.

Bei allen Daphnoiden, deren Wintereier frei in's Wasser abgelegt werden, ist die Dotterhaut derber, entweder nur einfach verdickt, oder aber doppelschichtig und häufig noch mit einer accessorischen Hülle umgeben.

So erhält das Winterei der Polyphemiden eine doppelschichtige, sehr dicke Dotterhaut, deren Bildung durch einen Scheidungsprocess der vorher gleichmässig gemischten Eibestandtheile eingeleitet wird: das Protoplasma tritt an die Oberfläche, das Deutoplasma wird in die Tiefe gedrängt. Zu dieser derben Doppelhülle kommt dann bei Bythotrephes noch eine körnige, von drüsigen Hypodermiszellen gelieferte, harte Hüllschicht hinzu, bei Polyphemus eine in Wasser schwellbare, vom Eileiter abgeschiedene Gallertschicht von bedeutendem Umfang.

Aber nicht allein bei den Polyphemiden kommt es nicht zur Bildung eines sog. Ephippium, sondern auch bei dem grössten Theil der Daphniden fehlt dasselbe. So in der Subfamilie der Sidinae, in welcher (bei Sida) eine doppelschichtige Dotterhaut nebst dünner, klebriger, vom erweiterten Anfangstheil des Eileiters gelieferter Gallertschicht den einzigen Schutz der Wintereier bildet.

In der Gruppe der Lynceinae begegnen wir zuerst der Einrichtung, dass die Wintereier in der abgestreiften Körperhaut der Mutter, als in einer schützenden Hülle abgelegt werden. Dennoch kommt es hier noch nicht zur Bildung eigentlicher Ephippien, in dem Sinne wie bei Daphnia und Verwandten, wohl aber zeigen sich die ersten Schritte zu jener complicirten Umgestaltung der Schalendecke, indem

Digitized by Google

bei einigen Arten dieser Theil der Schale zur Zeit der Wintereibildung sich erheblich verdickt, bei einer sogar eine Art von Loge zur Aufnahme des einzigen Eies zeigt.

Erst in der Subfamilie der Daphninae findet sich jene complicirte und für den Schutz und die Verbreitung der eintrocknenden oder überwinternden Eier wirksamste Einrichtung der Ephippien. Auch hier aber kommt sie nur bei der einen Reihe von Gattungen (Daphnia, imocephalus, Scapholeberis, Ceriodaphnia, Moina) vor, fehlt aber bei denjenigen der zweiten Reihe (Macrothrix, Pasithea, Bosmina). Bei letzteren werden die Eier in der unveränderten Schalenhaut der Mutter abgelegt, wie bei den meisten Lynceinen, bei den ersteren aber, also bei der Gattung Daphnia und ihren nächsten Verwandten wandelt sich die Schale der Mutter zu einem förmlichen Eibehälter um, mit zwei oder (Moina rectirostris) auch nur einer Loge zur Aufnahme je einen Eies und mit einem aus sechseckigen zelligen Räumen gebildeten, später mit Luft sich füllenden Schwimmgürtel.

Interessant ist auch der offenbare Zusammenhang zwischen dem Ephippium und der Anzahl der gleichzeitig producirten Wintereier. Da die Loge des Ephippiums dadurch gebildet wird, dass die beiden Seitentheile des Schalenrückens aneinander schliessen und nur je eine flache Nische enthalten, welche mit der andern Seite zusammen gerade zur Aufnahme eines Eies gross genug ist, so können also nie mehrere Eier in der Querrichtung nebeneinander in das Ephippium aufgenommen werden, vielmehr nur in der Längsrichtung, hinter einander. Da indessen der Rücken des Thieres nicht lang ist, so bleibt höchstens für zwei Logen Raum, und so finden wir, dass alle Daphniden, welche eigentliche Ephippien hervorbringen, nur zwei Wintereier gleichzeitig zur Reife bringen, einige sogar nur eines (Moina paradoxa). Bei allen andern Daphnoiden wird die Anzahl der Wintereier nur durch die Leistungsfähigkeit des Thieres bestimmt, sie hängt wesentlich ab von der relativen Grösse der Eier; kleine Arten mit relativ grossen Eiern (viele Lynceinen) bringen nur ein Ei auf ein Mal hervor, grosse Arten mit relativ kleinen Eiern (Sida, Eurycercus), deren zehn oder selbst zwanzig, ja bei ein und derselben Art produciren junge Individuen bedeutend weniger Wintereier als alte (Sida).

---

Digitized by Google

## III.

# Die Abhängigkeit der Embryonal-Entwicklung vom Fruchtwasser der Mutter.

Wenn man Sommereier irgend einer Daphnide aus dem Brutraum herausnimmt, so entwickeln sie sich nicht weiter, zerfallen vielmehr nach kurzer Zeit in dem umgebenden Wasser und zwar nicht nur im Beginn der embryonalen Entwicklung, sondern auch in jedem späteren Stadium. Erst der reife, mit Chitinhaut bekleidete Embryo verträgt die Einwirkung des Wassers.

Es ist sonderbar, dass man dieser Thatsache bisher so wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat. Der einzige der zahlreichen Schriftsteller über Daphniden, bei dem ich sie erwähnt finde, ist Lubbock. Er sagt darüber: »Ich weiss nicht, ob die Berührung lebenden Gewebes (of living membrane) nothwendig ist für die Entwicklung dieser Eier, aber es ist sicher, dass keines von denjenigen am Leben blieb, welche ich behufs Ueberwachung (der Entwicklung) aus dem Brutraum entfernt hatte«[1]).

Die Thatsache ist unzweifelhaft richtig, und ich kann noch eine zweite hinzufügen, die auf die Ursache derselben noch deutlicher hinweist. Wenn man ein trächtiges Weibchen von Daphnia Pulex längere Zeit unter sehr schwachem Druck des Deckgläschens beobachtet hat, so bleibt das Thier, wieder in frisches Wasser gesetzt, lebendig und erholt sich oft vollständig wieder, die Embryonen aber in seinem Brutraum sterben fast immer ab. Solche eingeklemmte Thiere suchen sich nämlich zu befreien und schlagen besonders mächtig mit dem Hinterleib auf und ab. Dabei aber öffnen sie jedesmal den Brutraum, und wenn dies oft hintereinander geschieht, so sterben die Eier ab.

Beide Thatsachen zusammen lassen schliessen, dass der Brutraum mit einer Flüssigkeit erfüllt ist, welche nicht reines Wasser ist, sondern sich in Dichtigkeit und Zusammensetzung, wie in ihrer osmotischen Wirkung auf zarte Gewebe anders verhält, als Wasser.

1) An account of the two methods of reproduction in Daphnia and of the structure of the ephippium. Philosoph. Transact. of Royal Soc. of London. V. 147, p. 91. 1857.

Digitized by Google

Dass dieser Flüssigkeit aber noch eine ganz andere, als blos schützende Bedeutung zukommen muss, dass sie eine wesentliche Quelle der Ernährung für den sich entwickelnden Embryo ist, das lässt sich aus einer Reihe anderer Thatsachen ableiten.

Sommereier von Bythotrephes sind ungemein klein (Fig. 24, *Ei*), frisch in den Brutraum übergetreten, maassen sie bei einem jungen Weibchen 0,099 Mm. im langen Durchmesser, 0,082 Mm. im kurzen. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen maassen die Embryonen desselben Weibchens in der zusammengekrümmten Lage, welche sie im Brutraum annehmen, 0,99 Mm. in der Länge und etwa 0,49 Mm. in der Dicke, sie waren also um das Zehnfache in der Länge und das Sechsfache in der Dicke gewachsen, und dabei sind weder die Extremitäten, noch der lange Schwanz mitgerechnet! Das Auge des Embryo war fast genau doppelt so gross, als das Ei, aus welchem sich der ganze Embryo entwickelt hatte! Die Embryonen erreichen hier eine Grösse, welche der des Mutterthieres nicht sehr bedeutend nachsteht. Ein zum ersten Mal trächtiges Mutterthier maass in der Länge vom Auge bis zum After 2,3 Mm., seine beiden Jungen kurze Zeit nach der Geburt dagegen 1,8 Mm.

Ein so colossales Wachsthum wäre nicht möglich, wenn nicht das Ei eine stete Zufuhr von Nahrung bezöge, es muss also der Brutraum mit einer ernährenden Flüssigkeit gefüllt sein, deren feste Bestandtheile sich vom Blute der Mutter aus stets wieder ersetzen, ja man darf weiter gehen und schon aus den erwähnten Grössendifferenzen den Schluss ableiten: das Fruchtwasser muss in seiner Zusammensetzung und nährenden Kraft dem Blute gleich kommen oder dasselbe übertreffen.

Dies gilt natürlich nicht sofort für alle Daphnoiden, doch ist Bythotrephes nicht die einzige Gattung, bei welcher die Grössendifferenz zwischen Ei und Embryo so erheblich ist. Bei Polyphemus Oculus fand ich das frisch in den Brutraum übergetretene kuglige Ei nur 0,08 Mm. dick, während der reife Embryo in zusammengekrümmter Lage ohne den Schwanz 0,40 Mm. maass, mit diesem aber 0,50 Mm.

Auch bei der Gattung Moina ist die Differenz noch sehr erheblich. Das dotterarme Ei von Moina rectirostris misst 0,12—0,15 Mm. im Durchmesser, der reife Embryo mehr als das Dreifache: 0,43—0,65 Mm. Aehnliche Zahlen liefert Moina paradoxa n. sp.; das kuglige Ei misst nur 0,12 Mm., der Embryo dagegen 0,65 Mm. vom Kopf bis an die Basis der Schwanzborsten.

Weniger bedeutend, wenn auch immer noch erheblich genug, ist die Differenz bei denjenigen Daphnoiden, deren Eier eine bedeutende



Digitized by Google

Menge von Deutoplasma enthalten. Ein Sommerei von Daphnia Pulex misst 0,25 Mm. in der Länge und 0,19 Mm. in der Dicke, der Embryo dagegen 0,55 auf 0,25 Mm. Das Ei von Simocephalus Vetulus misst 0,22 auf 0,18 Mm., der Embryo 0,55 auf etwa 0,27 Mm. Dicke; das Ei von Ceriodaphnia mucronata 0,16 auf 0,12 Mm., der Embryo 0,32 auf 0,15 Mm.; das Ei von Pasithea rectirostris 0,18 auf 0,13 Mm., der reife Embryo dagegen 0,30 auf 0,16 Mm.; das Ei von Bosmina longispina 0,24 auf 0,17 Mm., der Embryo 0,36 auf etwa 0,21 Mm. Dicke.

Aus der Familie der Sidinen misst das Ei von Sida crystallina 0,34 Mm. auf 0,20 Mm., der Embryo 0,74 auf 0,28 Mm.; das Ei von Daphnella brachyura 0,30 auf 0,13 Mm., der Embryo 0,45 auf 0,18 Mm.

Endlich mögen auch noch einige Daten aus der Gruppe der Lynceinen hier folgen. Das Sommerei von Camptocercus macrurus misst 0,17 auf 0,12 Mm., der Embryo 0,35 auf 0,16 Mm.; das Ei von Pleuroxus trigonellus misst 0,22 auf 0,11 Mm., der Embryo 0,27 auf 0,16 Mm.; das Ei von Pleuroxus exiguus 0,12 auf 0,08 Mm., der Embryo 0,21 auf 0,10 Mm.

Diese Zahlen genügen wohl, um zu beweisen, dass bei allen Daphnoiden eine erhebliche Volumzunahme die embryonale Entwicklung begleitet; es giebt indessen noch eine Erscheinung, welche dasselbe auf einfacherem Wege beweist. Leydig machte zuerst darauf aufmerksam, dass man »häufig« neben den Embryonen »leere und zusammengerollte Eischalen« im Brutraum beobachte. Dohrn hat dann später gezeigt, dass dieselben nicht von verdorbenen Eiern herrühren, wie Leydig meinte, sondern dass es die Dotterhäute der zu Embryonen entwickelten Eier sind, die zu einer gewissen Entwicklungsperiode abgestreift werden. »Da sich später eine Larvenhaut um den Embryo bildet, wird das Chorion (die Dotterhaut) überflüssig und zu eng für den Embryo; es platzt und rollt sich dann in eigenthümlicher Weise zusammen« u. s. w.[1]). Die Thatsache ist richtig, mit ihrer Erklärung bin ich nur in dem einen Punct nicht einverstanden, als es wohl nicht die Bildung einer Larvenhaut ist, welche die Dotterhaut zu eng werden lässt, sondern vielmehr die bedeutende Volumvermehrung des Embryo im Ganzen. Der Embryo schwillt dermassen an, dass er die Eihaut sprengt, und so dürfen diese zusammengerollten Eihäute uns als ein sicherer Beweis dienen, dass das Volum des Embryo sich über die Ausdehnungsfähigkeit der Eihäute hinaus sich vergrössert hat.

1) Dohrn, Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Arthropoden. Leipzig 1870, p. 54.

Digitized by Google

Wenn aber auch bei allen Daphnoiden ein Wachsthum die Embryonalbildung begleitet, so ist dies doch keineswegs überall gleich stark, vielmehr sehr verschieden, wie schon aus den angeführten Zahlen hervorgeht. Bei Bythotrephes übertrifft der Embryo das Ei um mehr als das Zehnfache, bei Polyphemus um das Fünf- bis Sechsfache, bei Moina nur um das Dreifache, bei Daphnia gar nur um das Zweifache seiner Länge [1]).

Berücksichtigt man nun, dass bei Bythotrephes (wie auch bei Polyphemus) kein Deutoplasma (Dotter) vorhanden ist, sondern das Ei nur aus Protoplasma besteht, dass ferner bei Moina zwar etwas, aber nur sehr wenig Dotter dem Sommerei beigegeben wird, bei Daphnia dagegen eine grosse Menge von Dotter, so stellt sich heraus, dass die Menge des Dotters im umgekehrten Verhältniss steht zur Grössendifferenz zwischen Ei und Embryo, oder mit andern Worten, dass der mangelnde Dotter durch Nahrungszufuhr aus dem Blute der Mutter ersetzt wird, dass diese Nahrungszufuhr eine um so intensivere ist, je weniger Dotter dem Ei beigegeben wird.

In bestem Einklang mit diesem Resultat steht nun die Thatsache, dass bei den Arten mit dotterarmen Eiern besondere anatomische Einrichtungen getroffen sind, um dem Fruchtwasser nährende Bestandtheile zuzuführen.

Ich will zuerst diese Einrichtungen schildern und erst später dann zu der Frage übergehen, ob wir auch bei den übrigen Daphnoiden von einer Ernährung der Embryonen reden dürfen.

Zuerst fiel mir eine solche Einrichtung bei Moina auf und zwar bei M. rectirostris. Ich nenne dieselbe Nährboden. Bei allen Weibchen nämlich, welche Sommereier im Brutraum oder im Ovarium tragen, zeigt sich der grösste Theil des Bodens der Bruthöhle in sehr eigenthümlicher Weise angeschwollen und aufgewulstet; scharfe Ränder umsäumen diese Hautwucherung, welche wie ein Sattel dem Rücken des Thieres aufliegt (Fig. 18, *Nb*). Sie besteht nur aus der äussern Körperhaut, d. h. aus der an dieser Stelle sehr zarten Chitindecke und der Hypodermis. Letztere, als der lebendige Theil der Haut, spielt bei ihrer Entstehung die Hauptrolle. Dieser Nährboden entsteht durch eine eigen-

1) Es versteht sich, dass diese Zahlen nur relativen Werth haben. Genau genommen müsste nicht der Durchmesser, sondern das Volum gemessen und verglichen werden. Dies wäre zwar bei einem regelmässig gestalteten Ei wohl möglich, nicht aber bei dem in zahlreiche dünne Fortsätze auslaufenden Embryo. Es kommt indessen hier nicht auf mathematische Genauigkeit an, und die Vergleichung der Durchmesser genügt wohl vollständig, um eine bedeutende Volumdifferenz festzustellen.



Digitized by Google

thümliche Wucherung der Hypodermis. Dieselbe erhebt sich nämlich zu kleinen, in regelmässigen Abständen stehenden Säulen oder Pfeilern, welche zuerst ganz niedrig sind (Fig. 14, *Nb*), allmälig aber eine bedeutende Höhe (bei Moina paradoxa bis 0,06 Mm.) erreichen und welche oben durch kleine Rundbogen miteinander zu einem Hypodermisgewölbe verbunden sind, über welches dann die äusserst feine Chitinhaut hinläuft. Die Pfeiler entspringen natürlich ebenfalls aus einer Hypodermislage, und zwar verläuft diese gerade, nicht in Bogen, und muss keine geschlossene Platte darstellen, sondern von Lücken durchbrochen sein. Man kann dies zwar nicht direct wahrnehmen, muss es aber daraus schliessen, dass zwischen den Pfeilern eine lebhafte Blutcirculation stattfindet. Der morphologische Vorgang der Nährbodenbildung besteht also in einer Spaltung der Hypodermis in ein oberflächliches und ein tiefes Blatt, hervorgerufen durch die Bildung von Pfeilern, welche durch ihr Wachsthum die beiden Blätter immer weiter auseinander treiben.

Diese Pfeiler chitinisiren so wenig wie die »Stützfasern« der Daphnidenschale, mit denen sie die grösste Aehnlichkeit haben; sie bleiben weich und zeigen eine zarte Längsstreifung, sowie einzelne bald dicht unter der Oberfläche des Nährbodens, bald in oder an den Pfeilern selbst gelegene Kerne (Fig. 37 *A*). Offenbar haben sie keine andere Aufgabe, als die rein mechanische, die beiden Blätter der Hypodermis auseinanderzuhalten und so Hallen herzustellen, in denen das Blut circuliren kann. Von der Fläche gesehen, erscheinen die Pfeiler im optischen Querschnitt als dreieckige oder sternförmige Figuren, welche in ziemlich regelmässigen Abständen liegen und durch feine Ausläufer (die Bogen der Arcaden) verbunden sind.

Die Structur des Nährbodens hat somit die grösste Aehnlichkeit mit dem Bau der Schale, die ja auch aus zwei Hypodermisblättern besteht, welche durch Pfeiler, wenn auch meist durch kürzere, auseinander gehalten werden (Fig. 46 von Lynceus lamellatus). Auch die Genese beider Körpertheile ist im Grunde dieselbe, da auch die Pfeiler (Stützfasern) der Schale nicht etwa durch nachträgliche Verbindung der vorher getrennten Blätter der Haut entstehen, sondern vielmehr — wie ich an Leptodora gezeigt habe — durch unvollkommene Trennung dieser Blätter[1]. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen Nährboden und Schale besteht darin, dass ersterer nur auf der einen Seite

1) Vergleiche die Abbildung Fig. 25 der wachsenden Schale der jungen Leptodora in der Abhandlung I dieser »Beiträge«.



Digitized by Google

(gegen den Brutraum hin) von einer Cuticula überzogen ist, letztere aber auf ihren beiden Flächen.

Von der Seite betrachtet, zeigt der Nährboden von Moina eigenthümliche Ausschnitte an seinem untern Rande, vergleichbar etwa romanischen Fensterbögen. Es sind ihrer vier; sie rühren daher, dass an diesen Stellen die vom Rücken gegen die Beine herabziehenden Muskeln die Bildung des Nährbodens unterbrechen (Fig. 18).

Dass nun dieser »Nährboden« wirklich der Function vorsteht, welche der Name andeutet, kann aus verschiedenen Umständen erschlossen werden.

Zuerst aus der schon erwähnten Blutcirculation. Dieselbe lässt sich leicht constatiren, da auch an todten Thieren stets noch viele Blutkörperchen im Innern des Nährbodens nachweisbar sind, theils in den Lücken des Gewebes, theils den Pfeilern anhaftend (Fig. 37 *A*, *Bl*). Uebrigens ist die Blutströmung keine rasche; man sieht im Gegentheil am lebenden Thier oft sehr deutlich, wie die einzelnen Blutkörperchen langsam und unstet in dem Labyrinth dieser Hallen umherirren, und es ist nicht selten möglich, einzelne unter ihnen einige Zeit hindurch zu verfolgen. Man gewinnt bei diesen Beobachtungen sehr bald die Ueberzeugung, dass im Innern des Nährbodens eine relative Stauung des Blutstromes stattfindet. Eine solche muss aber dem Durchtritt von Blutbestandtheilen in den Brutraum sehr günstig sein, denn sie setzt einen erhöhten Blutdruck voraus, und es ist bekannt, dass die Geschwindigkeit der Filtration in directem Verhältniss steht zu dem Druck, mit welchem die Flüssigkeit auf der Membran lastet.

Dass der Blutdruck in der That ein erhöhter, geht nicht nur aus der Verlangsamung des dem Herzen zustrebenden Blutstromes hervor, sondern auch noch aus der einfachen Thatsache, dass der Nährboden zusammenfällt, sobald man diesen Druck vermindert.

Dies kann einfach dadurch geschehen, dass man das Thier verwundet und somit einen Theil des Blutes ausfliessen lässt. Man erkennt dann, dass die Stützpfeiler des Nährbodens (wie übrigens auch die der Schale) nur eine sehr geringe Tragkraft besitzen, dass sie das Gewölbe zusammensinken lassen, sobald dasselbe nicht mit Blut geschwellt ist.

Damit wäre nun, streng genommen, nur bewiesen, dass überhaupt ein gewisser Blutdruck im Nährboden vorhanden ist. Man kann aber diesen Druck noch auf eine andere normale Weise vermindern, und diese lässt uns zugleich errathen, auf welche Weise ein höherer Blutdruck in diesem Theil zu Stande kommen kann, ja muss.

Ich muss vorausschicken, dass die Schale der weiblichen Moina zwar ganz wie die anderer Daphninen gebaut ist, dass aber durch ihren

Digitized by Google

Haupttheil, der die Decke der Bruthöhle bildet, nur so lange ein Blutstrom hindurchgeht, als das Thier nicht trächtig ist. Nur im Anfang der Trächtigkeit, so lange die kleinen, wenn auch zahlreichen Eier noch keinen erheblichen Druck auf die Schale ausüben können, sieht man noch einen lebhaften Blutstrom durch den medianen, von Stützpfeilern freien Blutsinus derselben dem Herzen zueilen; sobald aber die Embryonen etwas heranwachsen, dehnen sie die Schale so mächtig aus, dass ihre beiden Blätter eng aufeinander gepresst werden und dass jede Circulation in ihr aufhört. Sie wird dabei so dünn, dass sie ganz den histologischen Character der Schale, als einer Hautduplicatur, verliert, dass weder ein Binnenraum, noch Stützfasern zu sehen sind, vielmehr nur bei starker Vergrösserung und mit Mühe die beiden äusserst dünnen und dicht aufeinander gepressten Hypodermisblätter erkannt werden können (Fig. 38). Wie zwei grosse ovale Säcke, die durch eine mediane Furche voneinander geschieden werden, so sitzen die beiden mit Embryonen gefüllten Schalenhälften dem Rücken des Thieres auf (Fig. 36).

Beobachtet man nun ein solches Weibchen bei schwachem Druck des Deckgläschens, so gelingt es leicht, in den Lücken zwischen den Embryonen bis auf den Nährboden zu sehen, und man erkennt dann, dass derselbe prall mit Blut gefüllt ist. Lässt man nun aber nach Entfernung des Deckglases durch leisen Druck auf den Brutsack mittelst einer Nadel und gleichzeitiger Abwärtsbeugung des Abdomens die Embryonen austreten, so fällt sogleich der Nährboden zusammen, verliert vollständig seine frühere Prallheit und gleichzeitig bahnt sich das Blut wieder seinen Weg durch die Schale.

Daraus geht also hervor, dass eine Art von Antagonismus besteht zwischen der Blutcirculation der Schale und derjenigen des Nährbodens. Dieselbe Quantität Blut, welche vor der Trächtigkeit die Schale durchströmt, muss während derselben ihren Weg zum Herzen durch den Nährboden nehmen; einen andern neuen Weg giebt es nicht. Nun ist aber der Binnenraum der Schale — soweit sich das abschätzen lässt — ein bedeutend grösserer Raum, als der Binnenraum des Nährbodens, so dass nothwendig im Nährboden ein erhöhter Druck herrschen muss, sobald dem Blute der Weg durch die Schale versperrt ist. Es mag sein, dass noch besondere Einrichtungen hinzukommen, etwa in der Zahl und Anordnung der Ein- und Ausflussöffnungen des Nährbodens, doch lässt sich darüber nichts in Erfahrung bringen, da man die untere Lamelle des Nährbodens nie von der Fläche zu sehen bekommt. Ich denke mir sie, wie die obere, als ein Netz mit grösseren und kleineren Maschen. Dass thatsächlich ein sehr

Digitized by Google

erheblicher Druck im Innern des Nährbodens bestehen muss und zwar ein stärkerer als im Innern des Brutraumes, geht schon aus der einfachen Thatsache hervor, dass der weiche, leicht zusammensinkende Nährboden vom Gegendruck der Embryonen nicht zusammengepresst wird! Daraus allein liesse sich schon mit Sicherheit ableiten, dass eine Filtration von Blutbestandtheilen in den Brutraum stattfinden muss.

Entscheidend für die physiologische Bedeutung des Nährbodens wird dann schliesslich die Thatsache, dass derselbe den Männchen fehlt und sich auch nur bei solchen Weibchen findet, welche Sommereier tragen, niemals bei solchen mit Wintereiern im Brutraum oder im Ovarium.

Bei den letzteren ist keine Spur eines Nährbodens zu finden, die Haut des Rückens (der Boden der Bruthöhle) verläuft gerade, ohne Verdickung oder Wulstung, ganz wie bei Daphnia oder Simocephalus. Der Unterschied zwischen Weibchen mit Winter- und solchen mit Sommerbrut ist in diesem Punct so scharf und constant, dass ich mich längere Zeit mit dem Gedanken trug, es habe hier eine vollständige Arbeitstheilung stattgefunden, es gebe bei dieser Gattung zweierlei Weibchen, solche mit geschlechtlicher und solche mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung, Wintereiweibchen und Sommereiweibchen, ähnlich den Aphiden. Ich überzeugte mich aber später, dass dem nicht so ist. Hier, wie bei Daphnia, welche bisher allein darauf hin untersucht worden ist, erzeugen dieselben Individuen, welche Wintereier hervorgebracht haben, in der Regel später Sommereier, man kann sie sogar dazu zwingen, indem man sie von der Begattung fern hält. Wie in dem folgenden Abschnitt dargelegt werden soll, zerfällt dann (bei Moina rectirostris) das Winterei im Ovarium und gleichzeitig beginnt die Bildung von Sommereiern. Sobald dies geschieht, erkennt man auch die Bildung eines Nährbodens (Fig. 16, *Nb*) und in wenigen Tagen ist derselbe zum Empfang der Eier bereit, nimmt indessen auch während der Entwicklung der Embryonen noch stets an Dicke zu, wie er denn bei grossen Weibchen mit vielen Embryonen eine weit bedeutendere Dicke erreicht, als bei jungen Weibchen, die nur zwei Embryonen tragen, wie z. B. bei dem in Fig. 18 abgebildeten Thier der Fall war.

Das Umgekehrte, nämlich die Erzeugung von Wintereiern durch Weibchen, welche vorher schon Sommereier hervorgebracht haben, scheint bei Moina nicht vorzukommen, wenigstens habe ich es nie beobachten können, und so kann ich auch nicht sagen, ob in diesem Falle der Nährboden sich wieder zurückbildet.

Ein Nährboden von dem Bau wie bei Moina findet sich bei keiner

Digitized by Google

andern Daphnidengattung wieder, welche mir bekannt ist. Wohl aber finden sich andere Einrichtungen, die demselben Zweck der Ernährung der Embryonen dienen und zwar bei den Gattungen Bythotrephes und Polyphemus.

Ich wende mich zuerst zu Polyphemus. Hier hat Leydig bereits »eine grössere compacte Zellenmasse« beiläufig erwähnt, welche sich seitlich vom Eierstock gegen die Herzgegend zu erstreckt. Leydig hält sie »dem Fettkörper analog, obschon die Zellen ohne Fettgehalt sind. Die Zellenmasse scheint die Grenze zwischen dem Brut- und Abdominalraume zu bilden«. Letzteres ist vollkommen richtig, die Zellenmasse ist nichts Anderes als die Leibeswand des Thieres, die Haut des Rückens, damit aber, scheint mir, muss die andere, vorher von Leydig ausgesprochene Ansicht fallen, denn ein und dasselbe Gebilde kann wohl nicht zugleich Haut und Fettkörper sein.

Aus Leydig's Abbildung lässt sich nun das Characteristische des Gebildes nicht erkennen; dasselbe ist nur scheinbar eine »compacte Zellenmasse«, in Wahrheit vielmehr eine einschichtige Zellenlage, welche sich in Form eines hohen Gewölbes, vergleichbar etwa einer Schildkrötenschale, über den Magen wegspannt und deren obere (äussere) Fläche den Boden der Bruthöhle bildet (Fig. 32, *Nb*). Gegen diese hin, also auf der convexen Fläche, ist dieses Gewölbe — ganz wie der Nährboden von Moina — von einer sehr zarten Cuticula überzogen, die morphologisch natürlich nichts Anderes ist, als die Chitinhaut des Rückens, während die sie abscheidende Zellenlage die in eigenthümlicher Weise umgestaltete Hypodermis ist. Könnte dies noch zweifelhaft scheinen, so würde es durch den allmäligen Uebergang der gewöhnlichen Hypodermiszellen in diese mächtig angeschwollenen, drüsenartigen Zellen erwiesen werden, sowie durch die Entwicklung des Gebildes beim jungen Thier, wie später noch näher dargelegt werden soll.

Der feinere Bau des Organs, welches ich wie bei Moina als Nährboden bezeichnen will, lässt im Zusammenhang mit dem Bau im Grossen die Function desselben deutlich erkennen. Die Zellen, welche es zusammensetzen, unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hypodermiszellen anderer Körperstellen vor Allem durch ihre bedeutende Grösse. Ihr Protoplasma, hell, farblos und völlig homogen, ist mächtig entwickelt und sie springen gegen die Leibeshöhle wie kleine Kissen rundlich vor (Fig. 32); bei jungen Weibchen, bei welchen gerade die ersten Eier in den Brutraum getreten sind, messen sie bis zu 0,05 Mm. in der Dicke bei entsprechender Flächenausdehnung. Ihre Anzahl ist dann noch relativ gering und sie sind in lebhaftem Vermehrungsprocess

Digitized by Google

begriffen, wie einmal ihre noch während der Embryonalentwicklung derselben Eier eintretende thatsächliche Vermehrung beweist, wie aber auch jetzt und noch später aus dem Umstande zu schliessen ist, dass in den meisten Zellen zwei Kerne liegen. Dieselben sind nicht wandständig, sondern mitten in das Protoplasma eingebettet. Der Nucleolus wiederholt ungefähr die ovale Gestalt des Kerns und zeigt in seinem Innern gewöhnlich nur eine rundliche Vacuole (Nucleolinus). Alle Theile der Zellen sind ausserordentlich blass trotz starker Lichtbrechung des Protoplasmas in gewissen Lagen. Im Ganzen ähneln dieselben durchaus Drüsenzellen.

Von Gestalt sind diese Zellen rundlich polygonal, sie stossen nicht überall unmittelbar mit ihren Rändern aneinander, sondern es bleiben Spalträume zwischen ihnen übrig, welche also gegen den Brutraum hin nur von der feinen Cuticula überzogen sind.

Während nun von hinten her die gewöhnlichen Hypodermiszellen ziemlich allmälig in diese geschwellten übergehen, hört an der Seite über dem Magen der Nährboden mit scharfem Rande auf, und hier sind die Grenzzellen durch eine grosse Menge feiner Fäden am Darm und an der Schale befestigt. Hier kommt es auch leicht vor, dass zwei Lagen dieser Zellen sich übereinanderschieben, dann nämlich, wenn durch unvollkommene Füllung mit Blut das Gewölbe des Nährbodens mehr oder weniger zusammensinkt. Kommt noch ein starker Druck des Deckgläschens auf den Brutsack hinzu, so fällt das Gewölbe ganz zusammen; solche Bilder mögen der Leydig'schen Zeichnung zu Grunde gelegen haben. Im lebenskräftigen Thier ist das Nährgewölbe prall gefüllt, und zwar strömt das Blut von hinten und von den Seiten her frei ein und nach vorn dem Herzen zu, welches sogar selbst noch von dem Gewölbe gedeckt wird (Fig. 32, *H*). Der weitaus grösste Theil des nach dem Herzen rückströmenden Blutes muss das Gewölbe des Nährbodens passiren. Dasselbe bildet also einen geräumigen Blutsinus, den man wohl passend als Rückensinus bezeichnen kann. In dem vorderen Ende desselben liegt das Herz (Fig. 32, *H*), wie er denn überhaupt keineswegs blos bei Polyphemiden sich findet, sondern in der bescheideneren Grösse eines Herzsinus bei allen Daphnoiden.

Welche Bedeutung hat man aber diesem Nährboden zuzuschreiben, wozu dienen die grossen Zellen, welche ihn zusammensetzen? Die Frage lässt sich durch eine einfache chemische Reaction beantworten.

Tödtet man ein mit Embryonen trächtiges Weibchen mittelst 2 proc. Osmiumsäure, so tritt sofort eine intensive Braunfärbung des Fruchtwassers ein, während das Blut noch völlig farblos bleibt. Erst nach einer Viertelstunde zeigt sich auch eine leichte

Digitized by Google

gelbliche Färbung des Blutes, die man am Herzen und vor demselben in dem grossen Blutsinus des Kopfes gut bemerken kann. Zu dieser Zeit aber ist das Fruchtwasser schon völlig schwarzbraun und die hellgelben Embryonen schimmern nur noch in verschwommenen Umrissen durch dasselbe hindurch.

Es ist somit einmal unzweifelhaft, dass das Fruchtwasser eine grosse Menge, die Osmiumsäure reducirende Bestandtheile gelöst enthält, und ferner ist erwiesen, dass dasselbe bei Polyphemus eine ganz andere Zusammensetzung hat als das Blut.

Es leuchtet ein, dass diese Verschiedenheit nur von der Beimengung eines flüssigen Secretes herrühren kann, welches von den Zellen des Nährbodens geliefert wird. Dieselben sind also thatsächlich, wofür sie ihr Aussehen schon nehmen liess: Drüsenzellen, zu Drüsen umgewandelte Hypodermiszellen, welche aus dem Blute eine Flüssigkeit bereiten, welche weit reicher an Proteinsubstanzen sein muss, als dieses selbst. Aus dem raschen Eintreten der Färbung darf vielleicht geschlossen werden, dass auch Fette in reichlicherer Menge als im Blute vorhanden sind. Doch bilden Proteinsubstanzen jedenfalls die Hauptmenge der reducirenden Bestandtheile. Concentrirte Salpetersäure färbt das Fruchtwasser gelb, Jod stark rothgelb, in Berührung mit Wasser scheiden sich feine Körnchen aus, die ein flockiges Gerinnsel bilden, welches indessen zu gering an Menge war, als dass ich es einer weiteren chemischen Prüfung hätte unterwerfen können.

Nicht zu jeder Periode der Embryonalentwicklung ist übrigens die chemische Zusammensetzung des Fruchtwassers die gleiche. Wenn die Eier noch in der Furchung begriffen sind, oder auch noch kurze Zeit nach Ablauf derselben färbt sich dasselbe durch Osmiumsäure nur leicht gelblich, ganz eben so wie das Blut des Thieres; die Eier selbst, sowie auch die Zellen des Nährbodens werden gelb, nach mehrstündiger Einwirkung schön braun. Etwas später, wenn die Eier sich zu einem länglichen aber noch gliedmassenlosen Embryo umgeformt haben, nimmt die Brutflüssigkeit durch Osmiumsäure sehr bald schon eine braungelbe bis braune Färbung an, und noch etwas später, im Nauplius-Stadium der Embryonen, wird sie in der nämlichen Zeit dunkelbraun. Von da ab steigert sich die Concentration noch mehr und nimmt erst ganz am Ende der Embryonalentwicklung wieder ab. Dann aber sehr rasch, die Thätigkeit des Nährbodens scheint dann ihr Ende erreicht zu haben, denn unmittelbar vor der Geburt der reifen Jungen

Digitized by Google

enthält das Fruchtwasser keine reducirenden Bestandtheile mehr, es bleibt farblos bei Zusatz von Ueberosmiumsäure.

Bei manchen Polyphemus-Colonien besitzt das Fruchtwasser eine röthliche Färbung, und dann lässt die allmälige Zunahme seiner gelösten Nährstoffe an der immer intensiver werdenden Färbung schon ohne alle Reagentien erkennen. Während der Dotterfurchung ist dann noch keine Farbe vorhanden, aber im Laufe der Entwicklung tritt zuerst ein schwacher röthlicher Schimmer auf, der sich bis zu entschiedenem Gelbroth steigert. Die Höhe der Färbung fällt in die Zeit der Abscheidung des Augenpigments, und die Embryonen mit ihren grasgrünen Augen stechen dann seltsam von dem orangefarbigen Fruchtwasser ab. Nach Vollendung der Entwicklung wird das Fruchtwasser wieder farblos.

Noch muss ich erwähnen, dass der Nährboden beweglich ist. Am besten sieht man dies bei jungen Thieren, die vom Deckglas nur leicht fixirt sind. Hier beobachtet man eine sehr energische und ausgiebige, in langsamem Rhythmus erfolgende Schaukelbewegung des ganzen Organes. Etwa wie eine Hängematte, die man seitlich angestossen hat, schwingt das Ganze hin und her. Dass diese Schaukelbewegungen während der ganzen Embryonalentwicklung regelmässig und rhythmisch andauern, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten. Bei Thieren, die unter dem Deckglas festgeklemmt sind, dauern sie nur kurze Zeit lebhaft fort und erinnern dann ganz an die rhythmischen Schaukelbewegungen des Uterus von Branchipus, dann aber werden sie unregelmässig und hören bald ganz auf. Sollten sie aber auch nicht ununterbrochen andauern, sondern nur periodisch eintreten, so sind sie doch sicher nicht bedeutungslos. Ich glaube, dass sie bestimmt sind, eine möglichst gleichmässige Mischung des Fruchtwassers herzustellen.

Dass eine gleichmässige Vertheilung der proteinreichen Bestandtheile für das normale Wachsthum der Embryonen sehr wesentlich sein muss, leuchtet ebenso sehr ein, als dass eine solche kaum zu Stande kommen könnte, wenn sie lediglich nur auf Diffusion beruhte. Die Drüsenzellen des Nährbodens scheiden ihr Secret zunächst unmittelbar auf der Bodenfläche des Brutraumes aus und eine gleichmässige Vertheilung desselben nach den entfernteren Stellen des Brutraumes wird um so schwieriger und langsamer möglich sein, je mehr die wachsenden Embryonen sich fest aneinander drängen und nur hier und da Spalten frei lassen. Wie langsam die Mischung des Fruchtwassers auf diesem Wege zu Stande kommen würde, davon kann man sich ein überzeugendes Bild an dem Fortschreiten der Osmiumsäure-Wirkung

Digitized by Google

verschaffen. Schon wenige Secunden nach Zusatz der Säure beginnt die Färbung der oberflächlichen Schicht des Fruchtwassers, aber lange Zeit nachher, oft erst nach Stunden, dringt die Osmiumsäure bis auf den Boden des Brutraumes und oft habe ich beobachtet, dass der Raum zwischen den nach aussen gerichteten Köpfen der Embryonen bereits ganz dunkelbraun war, während der Nährboden und die unmittelbar auf ihm ruhende Fruchtwasserschicht noch keine Spur von Färbung zeigten. Offenbar muss die gleichmässige Mischung dieser Flüssigkeit durch eine stete oder doch häufig eintretende Bewegung des Nährbodens, welche die Embryonen fortwährend gegen einander verschiebt, wesentlich befördert werden.

Welche Rolle spielt aber der Nährboden bei solchen Weibchen, welche in Wintereibildung begriffen sind? Oder fehlt er etwa dort ganz, wie bei der Gattung Moina?

Letzteres ist nicht der Fall, vielmehr lässt sich auch bei Weibchen, welche Wintereier im Brutraum tragen, eine Schicht ziemlich grosser Hypodermis-Zellen erkennen, welche den Boden der Bruthöhle bilden (Fig. 31). Genauere Betrachtung zeigt aber, dass die Zellen doch bedeutend kleiner sind, sowie weiter, dass sie sich strangförmig übereinander schieben und kein Gewölbe mehr bilden, sondern vielmehr einen flachen Boden, kurz, dass erhebliche Unterschiede obwalten zwischen dem Boden der Bruthöhle bei Weibchen mit Brut und bei solchen mit Wintereiern. Die physiologische Bedeutung scheint mir bei den Letzteren eine rein mechanische zu sein, der zellige Boden ist hier kein Nährboden mehr, sondern nur noch ein Tragboden, der die inneren Organe vor der Last der Eier zu schützen hat.

Anders verhält sich die Sache bei Bythotrephes. Auch hier findet sich ein Nährboden von ganz ähnlichem Bau und gleicher Function wie bei Polyphemus, derselbe spielt aber nicht nur bei der Ernährung der Sommerbrut eine secretorische Rolle, sondern auch bei der Wintereibildung, indem er dann ein körniges Secret zur Bildung einer äusseren Eischalenschicht liefert, wie in der Abhandlung II schon dargelegt wurde.

Bei erwachsenen Weibchen von Bythothrephes, welche Brut tragen, bildet der Nährboden, ähnlich wie bei Polyphemus ein Gewölbe, welches sich schräg von hinten und unten nach oben und vorn durch den sackförmigen Auswuchs auf dem Rücken des Thieres hinspannt (Fig. 23), den man gewöhnlich ganz als Brutsack bezeichnet (Matrix, P. E. Müller). Genau genommen ist dies unrichtig, denn Brutraum kann nur die von der Schale bedeckte Höhle heissen, in welcher allein die Embryonen sich entwickeln. Der Raum dagegen, welcher

Digitized by Google

r auch in der sackförmigen Ausstülpung des Rückens liegt, aber
ı unterhalb der Wurzel der Schale, ist einfach ein
il der Leibeshöhle, vornehmlich zur Aufnahme des Herzens
immt (*H*); es ist der bei Polyphemus schon besprochene Rücken-
s (Fig. 23, *RS*). Man wird sich darüber am leichtesten klar, wenn
Polyphemus mit Bythotrephes vergleicht. Polyphemus
tzt die ursprünglichere Form, bei ihm wiederholt der Nährboden
ziemlich genau die Krümmung des Darmes (Fig. 32) und der Theil
grossen Rückensinus, der das Herz einschliesst, überragt noch nicht
Rückenlinie des Thieres. Die Wurzel der Schale (*SW*) liegt hier
unmittelbar über und hinter dem Herzen, fast noch so wie bei
ohnia und Verwandten. Bei Bytotrephes dagegen ist die
lenwurzel (Fig. 23, *SW*) in die Höhe gerückt an die Spitze einer
förmigen Ausstülpung des Rückens, eines Höckers gewisser-
sen, welcher den grössten Theil des Rückensinus und des Herzens
chliesst; der Nährboden überwölbt daher nicht mehr einfach den
n, sondern spannt sich schräg durch den Höcker hin.

Die Zellen des Nährbodens (Fig. 27) ähneln sehr denjenigen
Polyphemus. Es sind grosse, protoplasmareiche, blasse Zellen
rundlich polygonaler Gestalt, welche auch hier feine Spalten
schen sich frei lassen, in welchen also die Leibeshöhle vom Brut-
m nur durch die feine Cuticula geschieden wird. Die Kerne sind im
toplasma eingebettet, kreisrund und mit sehr blassem rundlichem
leolus versehen. Die Dicke der Zellen ist bedeutend grösser an den
dern des Organs, als in der Mitte (Fig. 23 *Nb'*, *Nb'*).

Auch hier gehen von den Rändern zahlreiche feine Fäden aus und
r von jeder Zelle ein Faden, um die Leibeshöhle schräg durchsetzend
entweder an einem benachbarten Punct der Haut (Hypodermis) zu
estigen (Fig. 23 oben), oder aber an der Oberfläche des Herzens, als
pensorien desselben. Man erkennt sie schon an ganz jungen Thie-
, in deren Brutraum zum ersten Male Eier eingetreten sind (Fig.
*F*).

Selbstständige Bewegungen des Nährbodens, wie sie bei Poly-
emus vorkommen, habe ich bei Bythotrephes niemals gesehen,
hl aber passive Bewegungen. Durch die Befestigung des
zens an dem Nährboden wird derselbe bei jeder Systole nach ab-
rts gezogen und bei jeder Diastole schnellt er wieder zurück. Er
derholt somit die Pulsationen des Herzens und bewirkt dadurch eine
e Fluctuation des auf ihm ruhenden Fruchtwassers. Eine Schaukel-
vegung des ganzen Nährbodens war hier überflüssig. Bei Poly-
emus war sie nothwendig, weil hier das Herz nur den vordersten

Digitized by Google

Theil des Nährbodens in Vibration versetzen kann (vergleiche Fig. 23 u. 32).

Durch Anwendung von Osmiumsäure lässt sich auch hier das Fruchtwasser als eine concentrirte Proteinlösung nachweisen. Nach längerer Einwirkung von nur 0,2 % Säure findet man den ganzen Brutsack schwarz und zwar erkennt man leicht, dass die Färbung hauptsächlich an der Flüssigkeit haftet, während die Embryonen noch goldgelb gefärbt sind. Auch hier nimmt die Concentration des Fruchtwassers mit dem Heranwachsen der Embryonen stetig zu; beim Eintritt der Eier in den Brutraum und kurz darauf während des Bildungsprocesses der Embryonalzellen färbt sich dasselbe mit Osmiumsäure nicht stärker, als das Blut, es nimmt nach längerer Einwirkung einen schwach gelblichen Ton an.

Fasse ich die bis jetzt gewonnenen Ergebnisse zusammen, so hat sich gezeigt, dass bei denjenigen Daphnoiden, deren Sommereier des Dotters entbehren oder doch nur ein Minimum desselben besitzen, besondere Organe vorhanden sind, welche das Fruchtwasser mit nährenden Bestandtheilen versorgen, sei es dadurch, dass Blutplasma in den Brutraum filtrirt, sei es dadurch, dass ausserdem noch besondere Drüsenzellen derartige Substanzen in den Brutraum hinein abscheiden. In allen diesen Fällen ist es somit wohl ausser Zweifel, dass der Embryo auf Kosten des mütterlichen Blutes sich ernährt und wächst, wie aber verhält es sich in jenen zahlreichen Fällen, in welchen ein besonderer Nährboden fehlt, in welchen die Eier ausserdem auch eine erhebliche Menge Dotter aus dem Eierstock mitbringen, in welchen endlich die Volum-Differenz zwischen Ei und reifem Embryo lange nicht so bedeutend ist, als in den bisher betrachteten Fällen?

Dürfen wir auch hier von einer Ernährung des Embryo vom Blute der Mutter aus reden? Genügen die beiden oben angeführten Thatsachen des Absterbens der Embryonen, wenn man sie aus dem Brutraum heraus nimmt und der Volumdifferenz zwischen Ei und Embryo, um die Ernährung vom Blute aus auch hier als feststehende Thatsache zu betrachten? Ist nicht vielleicht gerade die Volumdifferenz doch zu gering, um nicht auch einer anderen Erklärung fähig zu sein? Könnte z. B. nicht allein durch Wasseraufnahme der Embryo das doppelte Volumen des Eies erreichen?

Ich glaube in der That, dass die beiden angeführten Thatsachen allein zu einem Beweise nicht genügen. Dass die Eier im Wasser absterben, beweist noch nicht, dass das Fruchtwasser ernährende Be-

Digitized by Google

dtheile enthält und der ausschlüpfende Embryo besitzt gegenüber
Ei eine so unregelmässige Gestalt, dass eine Abschätzung seines
umens nach seiner Länge und Höhe doch nur eine sehr approxima-
sein und nur bei sehr grossen Differenzen sicher verwerthet
den kann. Bei Daphnia und Verwandten besitzt aber der Em-
nur die doppelte Länge des Sommereies und die Möglichkeit,
eine geringe Volumzunahme durch Wasseraufnahme zu Stande
men kann, ist nicht in Abrede zu stellen.

Die chemische Prüfung des Fruchtwassers gewährt hier
keine positiven Anhaltspuncte, wie sogleich näher gezeigt werden
aber es giebt einen anderen Weg, auf dem es gelingt, die Frage zu
scheiden und unzweifelhaft darzuthun, dass auch hier eine Ernäh-
g vom Blute der Mutter aus stattfindet.

Dieser Weg knüpft an die Thatsache an, dass die Jungen der
phninae, welche aus Sommereiern hervorgehen, in
stalt und Grösse durchaus den aus Wintereiern her-
rgegangenen gleich sind. Da nun die Wintereier keinerlei
rungszufuhr von aussen für ihren Embryo erhalten können, so
ssen dieselben grösser sein als die Sommereier, falls
ere Voraussetzung richtig ist und die Sommer-Embryonen wirklich
rungsstoffe aus dem Blute der Mutter zugeführt erhalten.

Dies ist nun in der That durchweg der Fall. Das Winterei von
phnia Pulex misst 0,38 Mm. in der Länge auf 0,21 Mm. in der
ite, das Sommerei 0,25 Mm. auf 0,19 Mm.; das Winterei von
hyalina 0,38 auf 0,23 Mm., das Sommerei 0,28 auf 0,21 Mm.;
Winterei von Sida crystallina misst 0,39 Mm. auf 0,26 Mm.[1],
Sommerei 0,34 auf 0,20 Mm. Das Sommerei von Camptocercus
crurus hat 0,17 und 0,12 Mm. im Durchmesser, das Winterei
3 und 0,13 Mm. Das Sommerei von Pasithea rectirostris 0,18
0,13 Mm., das Winterei 0,24 auf 0,15 Mm., das Sommerei von
phnella brachyura 0,30 auf 0,13 Mm., das Winterei 0,33 auf
7 Mm., das Sommerei von Ceriodaphnia mucronata 0,16 auf
2 Mm., das Winterei 0,24 auf 0,15 Mm.

Allerdings sind nicht immer die aus beiderlei Eiarten schlüpfenden
gen ganz genau gleich gross. Bei Daphnia Pulex fand ich den
mer-Embryo 0,55 Mm. lang (bis zur Basis des Schalenstachels),
Winter-Embryo aber 0,60 Mm. lang. Dieser Unterschied ist aber

1) Bei Sida schwankt die Gestalt des Eies etwas, sowie auch wohl das Volu-
; ich fand folgende Durchmesser: Winterei: 0,37 auf 0,30; 0,34 auf
; 0,36 auf 0,29; 0,38 auf 0,30, 0,36 auf 0,32; Sommerei: 0,34 auf 0,26;
auf 0,19; 0,38 auf 0,22; 0,37 auf 0,19 Mm.

Digitized by Google

doch allzu gering, als dass man aus ihm allein die ungleich bedeutendere Differenz in der Grösse beider Eiarten verstehen könnte; er ist so unbedeutend, dass er sogar auf rein individuellen Unterschieden beruhen könnte, da die Grössenangabe für den Winterei-Embryo nur auf eine Messung sich stützt. Die Längendifferenz zwischen Winterei und Winter-Embryo verhält sich wie 38 : 60, die Länge des Sommereies zum Sommer-Embryo wie 25 : 55. Baute sich der Sommer-Embryo wirklich nur aus dem im Ei enthaltenen Material auf, vergrösserte er sich also in demselben Maasse, wie der Winter-Embryo, so könnte er nur die Länge von 0,39 Mm. erreichen, während er thatsächlich die Länge von 0,55 Mm. erreicht. Der Stoff zu 16 Mm. des Längenwachsthums muss somit anderswoher bezogen worden sein, als aus dem Ei, eine Nahrungszufuhr aus dem Blute der Mutter muss auch hier angenommen werden.

Es sei mir erlaubt, hier nochmals auf Moina zurückzugreifen. Auch dort gewähren chemische Reagentien keinen positiven Aufschluss über das Fruchtwasser und ein Beweis mehr für die nährende Beschaffenheit desselben mag deshalb nicht überflüssig sein.

Bei Moina paradoxa misst das kuglige Winterei 0,29 Mm., das Sommerei 0,12 Mm. Dennoch ist die Länge der Sommer-Jungen grösser, als die der Winter-Jungen; erstere messen 0,65 Mm. bis zur Basis der Schwanzborsten, letztere nur 0,51 Mm.!

Wenn nun auch, wie bereits erwähnt, die chemischen Reactionen des Fruchtwassers bei Moina und den Daphniden ohne Nährboden kaum positive Ergebnisse zu Tage fördern, so lassen sich doch nicht unwichtige Schlüsse aus ihnen ableiten.

Ueberschüttet man eine lebende, mit Embryonen trächtige Daphnia, Ceriodaphnia, Moina, Sida, Daphnella oder einen Simocephalus mit 2 % Osmiumsäure, so erhält man keine Färbung des Fruchtwassers, wie denn auch das Blut selbst farblos bleibt. Nur bei Scapholeberis mucronata nahm das Fruchtwasser einen leicht gelblichen Ton an, der aber hier auch beim Blute eintrat. Ich schliesse daraus, dass bei allen diesen Arten das Fruchtwasser jedenfalls Nährstoffe nicht in grösserer Concentration enthalten kann, als das Blut, dass das Fruchtwasser hier höchstens die Concentration des Blutplasmas besitzt.

Möglicherweise erreicht es aber in manchen Arten diesen Grad der Dichtigkeit nicht einmal, oder es besitzt doch wenigstens eine andere, wenn auch vielleicht nicht minder dichte Beschaffenheit, als das Blut.

Man beobachtet nicht selten einzelne Individuen, zuweilen sogar ganze Colonien von Daphnia Pulex, deren Blut eine intensiv

Digitized by Google

rothe Färbung besitzt. Bei solchen erscheint nun die Bruthöhle nicht roth, wie die bluthaltigen Räume der Leibeshöhle, sondern nur schwach gelblich. Sehr auffallend tritt dies hervor, wenn man die zipfelförmigen Verschlussfalten des Brutraumes in's Auge fasst. Obgleich diese doch nur eine dünne Schicht von Blut enthalten können, schimmern sie doch entschieden röthlich und stechen auffallend von der doch ungleich mächtigeren Schicht des viel helleren Fruchtwassers ab. Der Farbstoff des Blutes transsudirt also jedenfalls nur in kaum merklicher Menge.

Anders verhält sich hierin die mit einem Nährboden versehene Gattung Moina. Auch bei M. rectirostris kommen zuweilen Individuen mit gefärbtem und zwar rosenrothem Blute vor und bei diesen schimmert auch das Fruchtwasser röthlich, was hier nicht etwa von einer Blutschicht im Binnenraum der Schale herrühren kann, da — wie gezeigt wurde — während der Trächtigkeit kein Blut die Decke des Brutraumes durchströmt.

Wenn es nun feststeht, dass das mütterliche Blut auch bei denjenigen Cladoceren, welche eines Nährbodens entbehren, dennoch nährende Bestandtheile an das Fruchtwasser abgiebt, so fragt es sich, auf welchem Wege dies geschieht? Wie können Blutbestandtheile in den Brutraum gelangen?

Da Oeffnungen, welche aus der Leibeshöhle in den Brutraum führen, nicht vorhanden sind — es müssten ja in diesem Falle auch Blutkörperchen mit übertreten — so muss also eine Transsudation durch die Haut hindurch stattfinden. Es ist indessen nicht bekannt, dass andere, als gasförmige Bestandtheile des Blutes durch die Haut hindurch nach aussen dringen, oder eine irgendwie nennenswerthe Osmose stattfinde, und es liegt auch auf der Hand, dass eine allgemeine Durchgängigkeit der Haut für Blutbestandtheile wenig vortheilhaft für die Oeconomie des thierischen Körpers sein müsste. Wenn nun dennoch hier das in der Leibeshöhle circulirende Blut in irgend welchem Grade durch die Haut in den Brutraum durchschwitzt, so deutet dies auf besondere anatomische Verhältnisse hin, ohne welche dies nicht möglich wäre. Entweder muss die Chitinhaut, welche die Leibeshöhle vom Brutraum scheidet, so fein sein, dass bei gleichem Druck eine Osmose möglich wird, oder es müssen Einrichtungen bestehen, durch welche der Druck in der Leibeshöhle höher steigt, als in dem Brutraum, so dass also eine Filtration in den Brutraum hinein zu Stande kommen muss.

Ich glaube, dass letzteres der Fall ist und zwar aus folgenden Gründen.



Digitized by Google

Gegen einfache Osmose spricht die Dicke der Chitinhaut, welche zwar sowohl auf dem Boden, als an der Decke des Brutraumes sehr gering ist, aber doch bei manchen Arten nicht viel geringer, als an dem frei aus der Schale hervorragenden Abdomen. Da nun selbstredend an letzterem keine Osmose stattfindet, so ist ihre Annahme auch für den Boden des Brutraumes zurückzuweisen.

Es muss deshalb eine Einrichtung vorhanden sein, durch welche Blutbestandtheile mittelst local erhöhten Druckes in den Brutraum filtriren. Eine solche sehe ich in dem Bau der Daphnidenschale, der zwar als sehr bekannt gilt, der aber dennoch Eigenthümlichkeiten darbietet, die mir nicht genügend gewürdigt zu sein scheinen.

Es ist bekannt, dass die Schale der Daphnoiden eine Hautduplicatur ist, deren beide Blätter nicht unmittelbar aufeinander liegen, sondern durch Fortsätze der beiden Hypodermislagen, wie durch Pfeiler auseinander gehalten werden. So entsteht also ein Lacunensystem, in dessen vielverästelten Canälen eine lebhafte Circulation stattfindet und aus welchem das Blut schliesslich wieder dem Herzen zuströmt.

Man hat die Schale eben wegen ihrer lebhaften Blutcirculation als Respirationsorgan aufgefasst und gewiss nicht ganz mit Unrecht. So sagt Leydig (Nat. Daphn. p. 58): »In sie (die Schalen) tritt eine grosse Blutmasse ein, die gewiss grösser ist, als sie zur Ernährung der Schalen nöthig wäre und sie durchläuft die Schalen in vielfach verzweigten Strömen.«

Wenn aber auch zugegeben werden muss, dass die Schale in irgend einem Grade respirirt, so glaube ich doch kaum, dass dies in irgend höherem Grade geschieht, als von der gesammten übrigen Körperoberfläche des Thieres. In diesem Sinne spricht sich auch Gerstäcker neuerdings aus und schon Leydig selbst hat darauf hingewiesen, dass es »Daphniden mit verkümmerter Schale« gebe, bei welchen also die Respiration ausschliesslich von der gewöhnlichen Hautoberfläche besorgt werden müsse. In Wahrheit ist nun zwar die Schale von Polyphemus, auf den Leydig anspielt, so wenig verkümmert, als die von Bythotrephes und Leptodora, für welche irrigerweise allgemein eine »Verkümmerung« derselben oder gar ein »vollständiges Fehlen« angenommen wird (vergleiche Gerstäcker a. a. O. p. 936), allein in Bezug auf die Respiration beweist allerdings das Verhalten der Schale bei einer Reihe von Daphnoiden, was Leydig mit Anführung des Polyphemus beweisen wollte. Wie oben bereits gezeigt wurde, wird der Binnenraum der Schale bei mehreren Daphnoiden durch die starke

Digitized by Google

Ausdehnung von Seiten vieler oder sehr grosser Embryonen derart zusammengedrückt, dass die Blutcirculation in demselben vollkommen aufhört. So bei Polyphemus und Bythotrephes, so auch bei Moina. Dieser Umstand spricht aber sicherlich nicht für eine besonders energische, respiratorische Thätigkeit der Schale. Wenn gerade zur Zeit der Trächtigkeit, zu der Zeit also, während welcher ein bedeutend erhöhter Stoffwechsel nothwendig stattfinden muss, auf die Schale als Respirationsorgan verzichtet werden kann, so beweist dies, dass dieselbe, oder doch der grösste Theil derselben für die Athmung sehr entbehrlich und also wohl ziemlich gleichgültig ist. Man wird sie wohl als einen respirirenden Theil bezeichnen können, gewiss aber nicht als vorwiegendes Respirationsorgan. Viel eher gebührt dem Darm diese Bezeichnung, da besonders dessen hinterer Abschnitt während des ganzen Lebens regelmässig Wasser aufnimmt und wieder ausstösst, ein Pumpenspiel, welches — wie Lereboullet zuerst nachgewiesen hat — nur dann sistirt wird, wenn ein Kothballen austritt[1]). Der Enddarm ist für seine respiratorische Thätigkeit sogar besonders organisirt, indem er nicht nur die gewöhnliche Ringmuskulatur, sondern besondere Dilatatoren besitzt.

Die Haupt- und ursprüngliche Function der Daphnidenschale scheint mir deshalb durchaus nicht die Vermittlung der Respiration zu sein, sondern vielmehr die Herstellung eines schützenden Daches für die aus dem Eileiter austretenden, einer jeden Hülle noch entbehrenden Eier, und zwar sowohl der Sommer- als der Wintereier. Dieser Function, glaube ich, verdankt die Schale ihre Entstehung. Giebt es doch heute noch eine Art, bei welcher die Schale auf das weibliche Geschlecht beschränkt ist, während das Männchen nur einen ersten Ansatz dazu aufweist (Leptodora), und die Ontogenese bietet uns nicht den geringsten Anhalt, dies als Verkümmerung eines früher in ausgebildetem Zustand vorhandenen Organes aufzufassen.

Wenn aber bei allen andern Cladoceren die Männchen ebensowohl als die Weibchen eine Schale besitzen, so hat dies wohl vor Allem seinen Grund darin, dass bei den meisten von ihnen die Schale über ihre ursprüngliche Aufgabe hinausgewachsen ist, bildlich und wirklich, und so zu einer schützenden Hülle nicht nur für die Eier, sondern für das Thier selbst geworden ist.

1) Vergleiche die Darstellung von Gerstäcker a. a. O. p. 937 u. meine Schrift »Ueber Bau u. Lebenserscheinungen der Leptodora hyalina« Leipzig 1874.

Etwaige respiratorische Leistungen derselben ergaben sich dabei nebenher von selbst. Sollte die Schale ernährt werden, so musste sie einen Blutstrom erhalten, ihre beiden Blätter durften nicht mehr miteinander verwachsen, als es zur Herstellung eines offnen Binnenraumes nöthig war. Daraus ging das System der sog. Stützfasern hervor, die sich ja keineswegs blos bei den Daphniden finden, sondern überall bei den Arthropoden, wo Hautduplicaturen zur Herstellung relativ harter, aber doch mit weicher, lebendiger Matrix versehener Schalen verwendet werden. Es mag wohl sein, dass gerade die Abtheilung des Binnenraums der Schale in unzählige kleine Maschenräume, wie sie durch die Stützfasern hervorgebracht wird, die respiratorische Function der Schale begünstigen.

Jedenfalls wirkt aber diese Vertheilung des Blutstroms in viele enge, aber über eine grosse Fläche vertheilte Bahnen noch in anderer Weise, wenn man berücksichtigt, was bisher unbeachtet blieb, dass der Rückfluss zum Herzen in einem relativ engen canalartigen Sinus geschieht, der, ohne von Stützfasern durchbrochen zu sein, in der Mittellinie des Rückens verläuft. Man kann sich leicht bei allen Daphnoiden überzeugen, dass in der Mittellinie des Rückens die Stützfasern vollständig fehlen (Fig. 14). Dass diese Einrichtung nicht ohne Einfluss auf die Schnelligkeit und die Druckverhältnisse des Blutstroms bleiben kann, liegt auf der Hand. In der That beobachtet man stets eine raschere Strömung in diesem medianen Sinus als in den verzweigten Bahnen der eigentlichen Schalenklappen. Dies beweist aber, dass die Ausflussröhre für das in der Schale circulirende Blut enger ist als die Summe der Zuflüsse, oder mit andern Worten, dass eine Stauung des Blutes in der Schale stattfindet, dass das Blut sich dort unter erhöhtem Druck befindet.

Somit würde also die Grundbedingung einer Filtration des Blutes durch die Schalenwand in den Brutraum erfüllt sein.

Es kommt aber dazu noch ein zweites rein anatomisches Moment, welches nicht zum Geringsten für das thatsächliche Stattfinden einer solchen Filtration spricht. Es besteht darin, dass bei allen Daphniden, in deren Schale während der Brutzeit Blut circulirt, die innere Chitinlamelle ungleich dünner ist, als die äussere, und ebenso auch das innere Hypodermisblatt erheblich dünner, als das äussere.

Wäre die Schale vorwiegend Respirationsorgan, so müsste es sich gerade umgekehrt verhalten, denn frischen Sauerstoff enthält nur das

Digitized by Google

Wasser, und dieses bespült, soweit der Brutraum reicht, nur die äussere Fläche der Schale.

Es ist aber nicht schwer, nachzuweisen, dass in der ganzen Gruppe der Daphninen, Lynceinen und Sidinen stets die äussere Chitindecke und das äussere Hypodermisblatt um das Vielfache dicker ist, als die entsprechenden Theile des innern Blattes. Fig. 46 stellt ein Stück der Schale von Lynceus lamellatus im optischen Querschnitt dar. Die äussere Chitinhaut (*Ch*) misst hier 0,01 Mm., die innere (*Ch'*) ist unmessbar fein und auf der Zeichnung noch zu dick angegeben, man wird sie etwa auf 0,0005 Mm. schätzen dürfen.

Ganz ähnlich verhält es sich bei Daphnia Pulex, wo ich in der Mittellinie des Rückens bei einem grossen Weibchen die äussere Chitinlage um das Zwanzigfache dicker fand, als die innere, und bei Simocephalus Vetulus, bei welchem sie das Sechsfache betrug.

Augenscheinlich spricht dieses Verhältniss nicht für eine sehr hervorragende respiratorische Thätigkeit der Schale. Nicht nur ist das Blut innerhalb der Schale nach aussen von einer viel dickeren Chitinwand begrenzt, sondern durch die gleichzeitig vorhandene Differenz in der Dicke der Hypodermis wird es auch bewirkt, dass der Blutstrom dicht an der innern Chitinlamelle vorbeifliesst, weit entfernt dagegen von der äussern.

Man kann nun freilich sagen, dass die Aussenwand zum Schutz gegen äussere Verletzungen dicker sein müsse, und das mag richtig sein, beseitigt aber nicht die Thatsache, dass die Verhältnisse für eine respiratorische Thätigkeit wenig günstig liegen. Jedenfalls würde die Schale als Ganzes die gleiche Festigkeit erhalten haben, wenn beide Lamellen gleich dick wären, und für die Athmung wäre dies schon ein bedeutend günstigeres Verhältniss. Es muss also doch seinen besondern Grund haben, dass die innere Lamelle so ausserordentlich zart ist.

Allerdings kann man mir einwerfen, dass auch die Männchen einen ähnlichen Bau der Schale besitzen. Allein da die Schale unzweifelhaft zugleich noch andere Functionen hat, vor Allem als schützende Hülle für den Körper des Thieres selbst dient und ausserdem ganz unentbehrlich für die Aufnahme der Nahrung ist bei allen nicht vom Raube lebenden Cladoceren, so liegen darin wohl Gründe genug, warum die Schale den Männchen nicht fehlen kann, ohne dass ihre gesammte Organisation, ja ihre Lebensweise geändert würde.

Dass auch Letzteres der Fall sein müsste, wird man zugeben, sobald man sich die eigenthümliche Ernährungsweise der Daphniden (sensu strictiori) klar macht. Die Thiere leben ausschliesslich von den

Digitized by Google

im Wasser suspendirten kleinsten Partikelchen, zumeist von den Zerfallproducten todter thierischer und pflanzlicher Körper; sie können nicht ihre Nahrung packen und sind unfähig z. B. grössere Algenfäden anzufressen. Ihre Ernährung beruht lediglich auf dem Wasserstrom, der durch ihre Füsse erzeugt wird und ihnen die Nahrungstheilchen nach dem Munde führt; die blattförmigen Anhänge der Füsse dienen dabei als Strudelorgane, der kammartige Borstenbesatz aber als Sieb. Es kann nun nicht zweifelhaft sein, dass die Stetigkeit des erzeugten Strudels nicht blos von der Bewegungsrichtung der strudelnden Beine, sondern ganz wesentlich von der seitlichen Begrenzung des Stromes durch die beiden Schalenwände bedingt wird, welche wie die Wände eines Canals das Wasser in eine bestimmte Richtung zwingen. Wir finden deshalb auch nur bei solchen Daphnoiden eine sogenannte »verkümmerte«, d. h. eine nur als Brutsack functionirende, auf den Rücken des Thieres beschränkte Schale, welche vom Raube leben und nicht auf das Erzeugen eines regelmässigen Wasserstrudels angewiesen sind, sondern ihre lebende Beute packen können. So bei Leptodora, Bythotrephes, Polyphemus, überhaupt bei allen Polyphemiden.

Was aber schliesslich dieser ganzen Beweisführung den Abschluss giebt, das ist die oben dargelegte Beobachtung an Moina. Sobald hier durch den Druck der sich entwickelnden Eier der Blutstrom im Binnenraum der Schale aufgehoben wird, bildet sich am Boden der Bruthöhle ein neues Organ, welches in seinem ganzen Bau die vollständigste Uebereinstimmung mit der Schale zeigt.

Dass dieser neuentstandene »Nährboden« in Beziehung zur Embryonalentwicklung und ohne allen Zweifel zur Fruchtwasserbildung steht, geht daraus hervor, dass er bei Thieren, welche noch nicht trächtig sind, und bei solchen, welche Wintereier ausbilden, gänzlich fehlt. Ohnehin kann ja von einer respiratorischen Thätigkeit bei diesem in der Tiefe des Brutsacks versenkten Organ gar nicht die Rede sein. Darf also aus Gleichheit des Baues auf Gleichheit der Function geschlossen werden, so ist damit die der Schale zugeschriebene Thätigkeit erwiesen, und wir dürfen als feststehend annehmen, dass bei allen Daphniden, welche keinen besondern Nährboden besitzen, die Decke des Brutraumes, d. h. der betreffende Theil der Schale, der Abscheidung des Fruchtwassers vorsteht und zwar dadurch, dass das unter erhöhtem Druck stehende Blut durch die dünne innere Schalenwand hindurchfiltrirt.

Man kann aber den Satz auch umkehren und sagen, dass alle

Digitized by Google

diejenigen Daphnoiden einen Nährboden besitzen müssen, bei welchen die Schale während der Trächtigkeit ausser Function gesetzt wird, und auch dieses trifft zu. Der Nährboden ist ein Ersatz für die undurchgängig gewordene Schale, aber das Substitut entwickelt oft eine weit energischere Thätigkeit, als das ursprüngliche Organ. So mag schon bei Moina der Nährboden trotz seiner Aehnlichkeit mit der Schale ein gehaltreicheres Fruchtwasser hervorbringen, als diese es im Stande wäre; nachweislich ist dies der Fall beim Nährboden der Polypheminen, der sich von einem blossen Filtrirapparat zu einer secernirenden Drüse emporgeschwungen hat.

Noch ein Punct bedarf einer kurzen Berührung. Wenn bei den meisten Cladoceren (Daphninae, Sidinae, Lynceinae) die Schale Blutbestandtheile in den Brutraum durchtreten lässt, wie verträgt sich dies mit der thierischen Oeconomie, da doch nicht immer Eier oder Embryonen im Brutraum enthalten sind? Da ferner dieser Raum nicht ununterbrochen hermetisch nach aussen geschlossen ist, sondern durch jedes heftige Abwärtsschlagen mit dem Abdomen geöffnet wird, so dass das nahrungsreiche Fruchtwasser ausfliessen muss?

Was den ersten Punct betrifft, so ist es durchaus irrig zu glauben, dass im normalen Leben eines Daphnidenweibchens Unterbrechungen in der Fortpflanzungsthätigkeit vorkämen. So lange die ungeschlechtliche Fortpflanzung andauert, folgt eine Brut unmittelbar auf die andere. Ich habe stets bei den verschiedensten Arten, unter andern z. B. bei Moina paradoxa und rectirostris beobachtet, dass unmittelbar nach der Geburt von Embryonen wieder neue Eier in den Brutraum treten, und zwar fand dies bei demselben Individuum fünf Mal hintereinander statt. So ist also hier gar keine Zeit dafür, dass irgend erhebliche Mengen des Fruchtwassers nutzlos verloren gingen.

Dies könnte nur während der sehr langsam erfolgenden Wintereibildung geschehen. Hier findet man in der That bei älteren Thieren den leeren Brutraum weit ausgedehnt, nur bei jungen zusammengefallen; allein hier ist zu bedenken, dass ziemlich früh schon die Schale selbst ihre Structur verändert, dass die Blätter derselben ganz bedeutend in die Dicke wachsen zur Bildung des Ephippium, so dass wohl bezweifelt werden darf, ob dann noch Blutfiltration durch sie hindurch stattfinden kann.

Nun werden freilich nicht bei allen den betreffenden Daphniden Ephippien für die Wintereier gebildet, aber geringere Veränderungen der Schale, soweit sie den Brutraum bedeckt, kommen doch auch hier

vor (Lynceiden). Sollte aber selbst zur Zeit der Wintereibildung bei manchen Arten ohne Ephippien keinerlei Einrichtung getroffen sein, welche das Durchschwitzen von Blutbestandtheilen sistirt, so wird doch der Stoffverlust, den das Thier dadurch erleiden könnte, nur ein geringer sein, da ein Verbrauch dieser Nahrungsstoffe nicht stattfindet, also auch ein steter Ersatz vom Blute aus nicht eintreten könnte.

Allerdings aber setzt dies einen hinreichenden Verschluss der Bruthöhle voraus, und dieser Punct soll im folgenden Abschnitt näher ins Auge gefasst werden.

Bei den Männchen ist eine eigentliche Bruthöhle zwar nicht vorhanden, allein dennoch liegt die innere Schalenfläche keineswegs immer dicht auf dem Rücken auf. Dass hier trotzdem kein Austritt von Blutbestandtheilen stattfindet, darf man wohl a priori annehmen, die Mittel aber, durch welche derselbe verhindert wird, sind mir nicht klar geworden.

---

## Die Vorrichtungen zum Verschluss des Brutraumes.

Nachdem durch das Vorhergehende festgestellt ist, dass die Sommereier der Daphnoiden im Brutraum nicht blos Schutz vor äussern Schädlichkeiten finden, sondern dass sie dort Nahrungszufuhr erhalten, gewinnen die Vorrichtungen zum Verschluss des Brutraums eine ganz neue Bedeutung. Man glaubte sie hauptsächlich bestimmt, das Herausfallen der Eier und Embryonen zu verhindern, vielleicht auch das Eindringen gefrässiger kleiner Feinde, sie müssen aber offenbar noch eine ganz andere Bedeutung haben, nämlich die, die Bruthöhle nahezu hermetisch gegen das umgebende Wasser abzuschliessen und so eine Verdünnung des Fruchtwassers, einen Verlust desselben zu verhindern.

Bei solchen Arten, welche Fruchtwasser von concentrirter Beschaffenheit besitzen, wie Polyphemus, muss ein hermetischer Verschluss der Bruthöhle von der grössten Bedeutung sein und zwar in doppeltem Sinne, für die Mutter und für die sich entwickelnden Embryonen. Träte eine Vermischung mit Wasser ein, so würden letztere in ihrer Entwicklung gehemmt werden und bei starker Verdünnung absterben, die Mutter aber müsste, falls öfters ein Theil der von ihr abgeschiedenen Nährflüssigkeit verloren ginge, ohne Zweifel auch Schaden leiden und durch die immer wieder aufs Neue angestachelte Secretion zuletzt erschöpft werden. Weniger eingreifend würde ein unvollkommener oder öfters unterbrochener Verschluss auf solche Arten wirken, deren Fruchtwasser nur eine geringe Menge nährender Substanz enthält.

Digitized by Google

Wir würden demnach erwarten müssen, die vollkommensten Einrichtungen zum Verschluss der Bruthöhle bei den Polypheminen zu finden, die unvollkommensten aber bei Daphnia und ihren nächsten Verwandten, bei den Sidinen und Lynceinen.

In der That verhält es sich auch so.

Die Verschlussvorrichtungen bei Daphnia sind unvollkommener als bei Moina und weit unvollkommener als bei den Polypheminen, dennoch aber stellen sie noch nicht die einfachste Methode des Verschlusses dar, sondern diese findet sich bei den Lynceinen und bei den der zweiten Gruppe angehörigen Gattungen der Daphninen.

Am einfachsten kommt ein Verschluss dadurch zu Stande, dass der Rücken des Thieres sich am Hinterende des Brutraums fest gegen die Schale anstemmt, und so finden wir es thatsächlich bei den meisten Lynceinen, sowie bei den Gattungen Pasithea, Macrothrix, Acanthocercus, Bosmina und Verwandten; Camptocercus macrurus (Fig. 9) mag hierfür ein Schema abgeben. Der Boden der Bruthöhle ist hier fast flach, wenn auch sanft gewellt, und förmliche Falten zum Verschluss fehlen ganz. Ganz ähnlich verhält es sich bei Bosmina und den meisten Lynceinen. Von letzteren ist mir nur Lynceus (Eurycercas) lamellatus als im Besitze einer kleinen Verschlussfalte bekannt, wie dies auch von Leydig bereits so abgebildet und von P. E. Müller in die Diagnose seiner »series prima generum« der Lynceinen aufgenommen wurde. In allen diesen Gattungen wird indessen der Verschluss nicht durch Muskelthätigkeit, durch actives Andrücken des Hinterleibes an die Schale erzielt, sondern die Theile passen so aneinander, dass bei ruhig ausgestrecktem Abdomen der Brutraum geschlossen ist. Bei vielen Formen ist nun eine Verbesserung der Einrichtung dadurch bewirkt, dass der Rücken schwach ausgehöhlt ist, so bei Pleuroxus hastatus, bei Acroperus bucephalus und auch bei allen mir bekannten Bosmina-Arten, wenn auch hier die Aushöhlung schwächer ist.

Den vollkommensten, auf diesem Wege erreichbaren Verschluss zeigt aber die Gattung Macrothrix, bei welcher der Rücken tief sattelförmig eingesenkt ist und sich nach hinten zu einem wulstigen Rande erhebt, der genau an den ebenfalls wulstig aufgetriebenen Hinterrand der Schale sich anlegt.

Bei der Gattung Pasithea endlich ist der Rücken nicht concav, sondern gerade und ein sehr genauer Verschluss wird dadurch bewirkt, dass, wie bei Macrothrix die Schale über dem Brutraum ungemein dick ist, sich aber am Hinterende desselben plötzlich verdünnt, so dass ein nach unten gegen den Rücken einspringender Wulst entsteht. Dieser

Digitized by Google

passt nun genau in eine rinnenartige Vertiefung des Rückens, welche dadurch entsteht, dass das ungemein kurze Abdomen einen kegelförmigen, plumpen Fortsatz nach hinten sendet, der den beiden Schwanzborsten als Befestigungsstelle dient, wie es von Leydig bereits richtig gezeichnet wurde, mit Ausnahme der an seinem verstümmelten Exemplar fehlenden Schwanzborsten.

Alle diese Einrichtungen entsprechen wohl ihrem Zweck vollkommen, sie schliessen den Brutraum vollständig gegen das umgebende Wasser ab; eine Unvollkommenheit aber klebt ihnen allen mehr oder weniger an: sie schliessen nur so lange, als das Thier sein Abdomen ruhig hält, sobald dasselbe starke Bewegungen mit dem Hinterleib macht, öffnet sich der Brutraum.

Gegen diesen Uebelstand schützt die Einrichtung, wie wir sie bei Daphnia finden und wie sie gewöhnlich, aber irrthümlich als eine, allen Daphniden zukommende Eigenthümlichkeit angesehen wird. Es erheben sich hier bekanntlich zipfelförmige Hautfalten von der Rückenhaut am Hinterende des Brutraumes, sie legen sich genau der Innenfläche der Schale an und ihr Werth besteht keineswegs blos in der einfachen Herstellung eines hermetischen Verschlusses, sondern, wie mir scheint, wesentlich darin, dass dieser Verschluss beweglich ist, dass das Abdomen ziemlich stark sich auf und ab bewegen kann, ohne dass dadurch die Bruthöhle schon geöffnet würde.

Man sieht dann die zipfelförmige, nach vorn gerichtete Falte wie einen Schlitten an dem Gewölbe des Brutraumes vor- und zurückgleiten, immer dicht demselben anliegend.

Bei der Gattung Daphnia ist es die vorderste der Falten, welche den genauen Schluss bewirkt, bei Simocephalus dagegen besorgt, wie ich finde, die zweite Falte denselben, während die erste eine mehr accessorische Rolle spielt und nur mit der Spitze das Schalengewölbe erreicht.

Alle Arten der Gattung Daphnia Schödler besitzen drei solcher Falten, von denen die hinterste für den eigentlichen Verschluss keine Bedeutung mehr hat, alle Arten der Gattung Simocephalus Schödler und Scapholeberis Schödler besitzen deren zwei, während die Arten der Gattung Ceriodaphnia nur eine Falte aufweisen.

Auch bei Moina ist nur eine solche Falte vorhanden. Sie ist nicht so langgestreckt, wie bei Daphnia, bewirkt aber dennoch einen weit sichereren Verschluss, weil sie sich nicht nur auf die Mittellinie des Rückens beschränkt, sondern sich an den Seiten des Thieres fort-

Digitized by Google

setzt bis nach vorn an die Basis des ersten Fusspaares (Fig. 18, *Vf'*, *Vf'*). Sie bildet also eine hufeisenförmig gekrümmte Leiste auf dem Rücken des Thieres. Es ist ein Irrthum, wenn die früheren Beobachter, zuletzt noch P. E. MÜLLER, der Gattung die Verschlussfalte des Rückens absprachen und ihr dagegen eine »hufeisenförmig« gekrümmte Leiste auf der Innenfläche der Schale zuschreiben. Die Leiste oder besser Hautfalte gehört dem Rücken an, wie man leicht erkennen kann, wenn die Thiere das Abdomen nach abwärts schlagen (Fig. 17, *Vf*) [1]. Bei normaler Lage des Abdomens hält es dagegen sehr schwer, sich darüber zu entscheiden und der angeführte Irrthum ist um so verzeihlicher, als es Daphniden giebt, bei denen in der That die schliessende Leiste eine Verdickung der Schale ist und als bei Moina die Verschlussfalte des Rückens frappant die histologische Textur der Schale besitzt. Sie ist eben auch eine Hautduplicatur und ihr Binnenraum ist, genau wie derjenige der Schale, von Stützfasern durchsetzt. Besonders an den Seiten des Thieres tritt dies sehr deutlich hervor, wie es denn auch von LEYDIG in seiner Figur 40 richtig angedeutet wird.

Die Festigkeit des Verschlusses beruht aber nicht allein auf der bedeutenden Länge der Verschlussfalte, sondern ebensosehr darauf, dass der Schalenrand bedeutend verdickt ist (Fig. 38, *SR*).

Solange der Brutraum nur Eier enthält, also noch nicht stark ausgedehnt ist, hat diese Verdickung noch keine grosse Bedeutung, später aber, wenn die Schale zu einem förmlichen Brutsack angeschwollen ist (Fig. 36), stellt er in Verbindung mit der Rückenfalte einen beinah absoluten Verschluss her. Es stellt sich nämlich dann der Hinterrand der Schale, der früher in spitzem Winkel auf den Rücken aufstiess, beinah senkrecht zu demselben (Fig. 38), und die Rückenfalte wird nun durch den im Innern des Brutsackes herrschenden Druck gegen diese senkrechte Wand so angepresst, dass eine Steigerung des Druckes die Bruthöhle nicht öffnen, sondern sie nur um so fester verschliessen muss. In der That vermag auch das volle Gewicht des Deckgläschens nicht den Brutsack zu öffnen; ja man kann den Druck bis zum Bersten des Brutsackes steigern, ohne dass die natürliche Verschlussvorrichtung nur im Geringsten nachgiebt.

Dies gelingt aber nur dann, wenn das Thier verhindert ist, sein Abdomen stark nach abwärts zu schlagen, also vornehmlich bei frisch

1) Auch CLAUS hat zwar richtig die Falte auf dem Rücken gesehen, irrt aber, wenn er noch eine zweite »Leiste an der Innenfläche der Schale« annimmt (a. a. O. p. 393). Eine Verdickung der Schale besteht nur da, wo der Rand der Schale den Rücken berührt, d. h. in der Mittellinie.

Digitized by Google

getödteten Thieren. Sobald das Abdomen sich soweit nach abwärts bewegt, dass die Falte von der senkrechten Schalenwand heruntergleitet, ist die Oeffnung des Brutraumes erfolgt.

Es ist bekannt, dass bei den Sidinen der Verschluss des Brutraumes lediglich durch eine hufeisenförmige Leiste auf der Innenfläche der Schale zu Stande kommt, wie sie frühere Beobachter auch für Moina annehmen zu müssen glaubten.

Leydig hat zuerst diese Art des Verschlusses an Sida crystallina kennen gelehrt; sie findet sich auch bei Daphnella und Latona.

Es ist klar, dass eine solche Einrichtung weniger vortheilhaft sein müsste, als z. B. die Rückenfalten von Daphnia, wenn nicht die Sidinen ein relativ sehr kurzes Abdomen besässen und dasselbe sehr wenig bewegten. Nur der hinter der Verschlussleiste gelegene Theil des Abdomen krümmt sich lebhaft auf und ab, der davor gelegene wird für gewöhnlich ruhig und gerade ausgestreckt gehalten. Der auf diese Weise bewirkte Verschluss mag an Güte etwa dem von Daphnia gleichkommen, steht jedoch dem von Moina bedeutend nach.

Bei Weitem die günstigsten Verhältnisse für vollkommenen Abschluss des Brutraumes von dem umgebenden Wasser bietet aber die Gruppe der Polypheminen dar. Bei Polyphemus wie bei Bythotrephes sind es drei Momente, welche vor Allem zur Erreichung eines absolut hermetischen Verschlusses für die ganze Dauer der Embryonal-Entwicklung zusammenwirken: eine Verschlussvorrichtung, ähnlich der von Moina, aus Rückenfalte und verdicktem Schalenrand bestehend, dann Verkürzung des Brutsackes in der Längenrichtung und Entwicklung desselben in die Höhe und endlich eine mehr oder minder ausgedehnte Verwachsung der Schalenränder mit der Haut des Rückens.

Was den ersten Punct betrifft, so sieht man bei beiden Gattungen vom Hinterrande des Nährbodens eine zipfelförmige Falte aufsteigen, welche sich aufs Genaueste einer Verdickung des Schalenrandes anschmiegt und wie bei Moina mit dem Reifen der Embryonen durch den wachsenden Druck nur immer fester gegen diese, auch hier senkrecht auf die Druckrichtung stehende Leiste angepresst wird. Auch bei diesen Arten steigert sich die Festigkeit des Verschlusses mit dem Anschwellen des Brutsackes, doch ist auf andre Weise gesorgt, dass auch im Beginn der Embryonal-Entwicklung nicht der kleinste Verlust von Fruchtwasser vorkommen kann. Bei Polyphemus geschieht dies dadurch, dass derselbe die Gewohnheit hat, sein dünnes, cylindrisches Abdomen stets nach aufwärts geschlagen zu tragen, so dass dasselbe die Oeffnungsstelle des Brutraumes von aussen her zudrückt.

Digitized by Google

Bei **Bythotrephes** ist dies nicht der Fall, hier aber tritt statt dessen eine andre, höchst interessante Einrichtung auf: **die Schalenränder verwachsen vollständig mit dem Rücken, und eine Oeffnung des Brutraumes ist somit überhaupt nicht mehr vorhanden.**

Schon bei **Polyphemus** ist eine solche Verwachsung in weitem Umfange eingetreten: an den Flanken des Thieres sind keine Schalenränder zu sehen und die Oeffnnng des Brutraumes stellt nur noch eine kleine quere Spalte dar, welche sich von der Mittellinie des Rückens bis zur Basis des letzten Fusspaares hinzieht. Aus diesem Spalt habe ich öfters die Jungen aus dem Brutraum austreten sehen.

Nicht so bei **Bythotrephes**. Es gelingt durch keinen, noch so starken Druck, die Embryonen an der entsprechenden Stelle austreten zu machen, viel eher platzt der ganze Brutsack!

Lange Zeit blieb mir dies ein Räthsel. Sollte hier eine völlige Verwachsung eingetreten sein, wo man doch ganz sicher dieselbe Verschlussfalte und Verschlussleiste beobachtet, wie bei **Polyphemus**? Wozu eine solche Verschlussvorrichtung, wenn gar keine Oeffnung da ist, welche verschlossen zu werden braucht?

Endlich überzeugte ich mich an Thieren, welche mit Essigsäure behandelt wurden, dass die Chitinhaut in der That **geschlossen** über die Stelle wegläuft, an der die Schalenöffnung liegen müsste, dass also in der That eine Oeffnung des Brutraumes nicht vorhanden ist.

Ich erwartete nun, dass die Geburt, die ja bei allen Daphniden stets von einer Häutung begleitet ist, nach Abwerfen der alten Chitinhaut erfolge und zwar noch ehe eine neue sich gebildet habe.

Aber der wirkliche Vorgang ist noch anders. **Die Geburt erfolgt durch gänzlichen Zerfall des Brutsackes**, nicht nur die Chitinhaut wird abgeworfen, **sondern auch die darunter gelegene Doppelschicht der Hypodermis zerfällt, oder ist** vielmehr schon zerfallen, wenn die Zeit der Geburt herannaht. An Thieren mit reifen Embryonen findet man statt einer lebendigen Hypodermis nur noch körnigen Detritus, formlos, theils noch der Chitinhaut anhaftend, theils schon zu flockigen Klümpchen geballt im Fruchtwasser schwimmend. Während sie im Beginn der Embryonal-*Entwicklung* noch deutlich aus zwei Blättern zusammengesetzt war, *mit engem* Binnenraum dazwischen (Fig. 47) verdünnt sie sich mit dem rasch wachsenden Volumen der Embryonen immer mehr und mehr, bis sie zuletzt vollständig zerfällt.

Man wird nun die oben schon aufgeworfene Frage wiederholen: wozu eine Verschlussvorrichtung bei einem ohnehin schon geschlossenen

Digitized by Google

Sack? Ist dieselbe nur eine historische Reminiscenz, einem rudimentären Organe vergleichbar?

Ich glaube nicht! Vielmehr scheint mir, dass gerade an dieser Stelle die Chitinhaut allein den von innen her wirkenden Druck nicht zu ertragen fähig wäre; die Verschlussleiste und -Falte sind unentbehrlich, damit nicht die Chitindecke des ganzen Rückens durch den Druck von ihrer Unterlage losgezerrt werde. Sie ist aber weiter auch deshalb nöthig, weil eine Verwachsung zwischen den aufeinandergepressten Flächen der Falte und des Schalenrandes, beides reine Hypodermisflächen ohne Cuticularbedeckung nicht stattfindet, noch stattfinden kann. Denn beide Theile haben ein sehr verschiedenes weiteres Schicksal. Die Falte hat noch weiter zu functioniren und auch der folgenden Brut zu dienen, die Schalenleiste aber zerfällt nach der Geburt, wie die übrigen Theile der Schale; an Thieren, welche reife Embryonen tragen, findet man sie in der Nähe ihres ursprünglichen Platzes, aber losgelöst und in Zerfall begriffen. Unter ihr aber liegt bereits eine neue Schale, unter dem alten Brutraum hat sich ein neuer gebildet und schon vor der Geburt der reifen Jungen sind neue Eier in ihn eingetreten.

Wie bei keiner anderen der mir näher bekannten Daphnoiden rücken hier die zwei aufeinander folgenden Bruten der Zeit nach übereinander: ehe noch die erste geboren ist, beginnt schon die Entwicklung der zweiten, ein Verhältniss, welches nur dadurch möglich wird, dass für jede Brut ein neuer Brutsack gebildet wird.

Am lebenden, unverletzten Thier kann man davon nichts sehen; man bemerkt nur, dass der Nährboden nicht mehr, wie in früheren Stadien der Embryonal-Entwicklung stark gewölbt in den Brutsack vorspringt, sondern glatt ist, herabgedrückt durch das Gewicht und Volum der mächtig grossen Embryonen. Zerreisst man aber dann den Brutsack und lässt die Jungen austreten, so wird man mit Erstaunen bemerken, dass sich dicht über dem Nährboden eine neue Schale gebildet hat, vorn über dem Herzen vom Nährboden entspringend und den ganzen Nährboden bis an sein hinteres Ende überdachend. Zwei oder vier Eier liegen in dem engen Lumen des neuen Brutraumes und oft ist die ganze vordere Hälfte desselben nur ideell vorhanden, denn die Schale liegt noch dicht der Oberfläche des Nährbodens auf (Fig. 47).

Auch über die Art und Weise, wie die neue Schale sich bildet, lässt sich leicht Aufschluss erhalten. Sie entsteht ganz so, wie die erste, beim Embryo sich bildende Schale als eine Duplicatur der Hypo-

Digitized by Google

dermis, welche von dem vordern Rande des Nährbodens aus nach hinten wächst. Wenn man den Brutsack eines Weibchens zerreisst, dessen Brut noch nicht die volle Reife erlangt hat, so findet man die neue Schale nur halb hervorgewachsen, ihr freier hinterer Rand, die Umschlagstelle der Hypodermis, hat den Hinterrand des Nährbodens noch nicht erreicht. Beide Blätter der Schale sind um diese Zeit noch sehr dick, besonders das äussere, welches eine regelmässige, senkrechte Streifung zeigt, von den langen, eng aneinander gepressten Zellen herrührend, welche wie ein Cylinderepithel nebeneinander stehen. Eine Cuticula ist auf der äusseren Lamelle jetzt noch nicht abgeschieden, sie erscheint erst kurz vor der Geburt der Jungen.

Von allen der Untersuchung unterworfenen Cladoceren besitzt also Bythotrephes den vollkommensten Verschluss des Brutraumes, der freilich nur durch das Opfer einer bedeutenden Menge lebendigen Gewebes zu erzielen war. Ob bei den nächstverwandten, marinen Gattungen Podon und Evadne etwas Aehnliches vorkommt, müssen erneute Untersuchungen lehren.

Sehr auffallend ist es, wie weit sich die Gattung Leptodora in Bezug auf den Verschluss ihres Brutraumes von den übrigen Polyphemiden entfernt.

Man kann wohl sagen, dass sie den geraden Gegensatz zu Bythotrephes bildet, indem sie entschieden den schlechtesten Verschluss besitzt, der bei den Daphniden überhaupt vorkommt.

Die Schale liegt hier in Gestalt eines Napfes dem sehr beweglichen Rücken auf, ihre Wurzel ist sehr schmal, ihr freier Rand ungemein lang im Gegensatz zu allen übrigen Polyphemiden und es fehlt noch gänzlich die Verschlussfalte des Rückens, wie denn auch der histologische Bau des Rückens, soweit dieser den Boden der Bruthöhle bildet, sich in Nichts von der übrigen Haut unterscheidet, keine Spur eines Nährbodens, keine Spur auch nur einer Verdünnung der Chitinhaut des Körpers. Dennoch findet auch hier ein hermetischer Abschluss des Brutraumes gegen das umgebende Wasser statt und zwar dadurch, dass die breiten und schräg abgeschnittenen Ränder der Schale sich genau der Rückenhaut anlegen und durch Adhäsion an ihr festhaften. Auch entspringt vom Hinterrande derselben in der Mittellinie eine kurze, nach vorn gerichtete dreieckige Falte, welche der glatten Fläche des Rückens ebenfalls durch Adhäsion anhaftet und sogar auf dieser vor- und rückwärts gleitet, wie ich dies in Abhandlung I dieser »Beiträge« dargelegt habe[1]).

[1]) Diese Zeitschr. Bd. XXVII, p. 104 u. Taf. VII, Fig. 26. Im Separatabdruck p. 56 und Taf. III, Fig. 26.

Digitized by Google

Wie wenig diese Art des Verschlusses indessen Stand hält, wenn das Thier sich heftig bewegt, kann man an der äusserst geringen Anzahl von trächtigen Weibchen erkennen, welche in jedem Fange enthalten sind. Ich habe gar oft unter mehr als hundert Weibchen, welche alle in Sommereibildung begriffen waren, nicht ein einziges Thier mit Embryonen oder Eiern gefunden. Bei den meisten fallen Eier oder Embryonen aus dem Brutraum heraus, wenn das Thier, im Netze gefangen, vergeblich sich zu befreien sucht.

Wir sehen somit in dem Verhalten von Leptodora die primitivste Form einer Brutstätte für die Embryonen: eine Hautduplicatur gerade gross genug, um die Eier aufzunehmen und zu jungen Thieren sich entwickeln zu lassen, noch kein Schutz für das Thier selbst und noch nicht starker Ausdehnung durch eine grosse Anzahl wachsender Embryonen fähig. Man kann nicht sagen, dass irgend eine der anderen Gattungen sich unmittelbar an diese anschlösse, vielmehr stehen sie alle, sowohl was Bildung des Brutraumes angeht, als in vielen anderen Beziehungen des Baues weit von Leptodora ab. Wie überall in der organischen Natur, so sehen wir auch hier nicht eine einzige Entwicklungsreihe, sondern mehrere zugleich neben einander herlaufen. Die Verschlussvorrichtungen der Sidinen lassen sich nicht aus denen der Daphninen ableiten, oder umgekehrt, und ebensowenig die der Polypheminen aus denjenigen der Sidinen oder Leptodorinen, dagegen aber hängen Lynceinen und Daphninen und wiederum Daphninen und Polypheminen zusammen. Man kann somit drei Typen von Verschlusseinrichtungen aufstellen, den der Leptodora, den von Daphnia und den von Sida.

Sehr wohl lassen sich dann innerhalb dieser verschiedenen Typen Stufenreihen unterscheiden. So besonders in der Familie der Daphniden, in welcher die Lynceinen, sowie die Gattungen Macrothrix und Bosmina die niederste Stufe darstellen; der Verschluss beruht einfach auf dem Anpressen des Abdomens gegen den Schalenrand. Die Gattungen Daphnia, Simocephalus, Ceriodaphnia und Scapholeberis nehmen die zunächst höhere Stufe ein; eine oder mehrere Verschlussfalten treten auf. Die Gattung Moina zeigt dann die höchste Ausbildung innerhalb dieser Familie durch Verbindung einer Leiste des Schalenrandes mit der Verschlussfalte. Uebrigens wird auch innerhalb einer solchen Entwicklungsreihe die einmal eingeschlagene Richtung nicht immer beibehalten, wie wir an Pasithea sehen, deren Verschluss vielleicht ebenso vorzüglich, wie der von Moina ist, wenn er auch auf ganz verschiedenem Wege zu Stande gebracht wird.

Digitized by Google

Eine Steigerung des Daphnia-Typus tritt dann bei den Polypheminen auf, wo die Festigkeit des Verschlusses einerseits auf dieselbe Weise erreicht wird, wie bei Moina, andererseits aber durch weitere Mittel noch verstärkt wird, bei Polyphemus durch Anlegen eines Sperrbalkens (des Abdomens) vor die äussere Oeffnung, bei Bythotrephes durch Verwachsung dieser Oeffnung.

## Zusammenfassung.

Die vorstehende Untersuchung hat vor Allem zu dem einen Hauptergebniss geführt, dass bei allen heute lebenden Cladoceren die Embryonalentwicklung der Sommerbrut nicht blos auf einer Umbildung und Neugestaltung des im Ei enthaltenen Materials beruht, sondern wesentlich zugleich auf einer Nahrungszufuhr vom Blute der Mutter aus oder anders ausgedrückt: dass die Sommereier der Cladoceren sich aus dem Fruchtwasser ernähren, in welchem sie schwimmen.

Die Zufuhr an Nahrungsstoffen ist um so stärker, je kleiner die Eier sind im Verhältniss zum reifen Embryo, sie ist deshalb am bedeutendsten bei den dotterarmen Eiern von Moina und den beinahe dotterlosen der Polypheminen.

In allen den Arten, welche dotterreiche Eier hervorbringen, geschieht die Absonderung des Fruchtwassers, oder doch die Beimischung nährender Blutbestandtheile zu dem die Bruthöhle füllenden, von aussen eingedrungenen Wasser durch die Schale, deren innere Chitinlamelle ungleich dünner ist, als die äussere, und deren eigenthümliche Structur einen erhöhten Blutdruck hervorzurufen geeignet scheint.

So verhält es sich bei den Sidinen, Lynceinen, den meisten Daphninen und den Leptodorinen, und bei allen diesen Formen behält derjenige Theil des Rückens, welcher den Boden der Bruthöhle bildet, seine ursprüngliche Beschaffenheit. Die Haut dieser Gegend zeigt sich sowohl in der Dicke ihrer Chitinlage, wie in Dicke und Structur ihrer Hypodermis durchaus nicht verschieden von der hinter dem Brutraum gelegenen Rückenhaut.

Zwei Momente können eine Abänderung dieser Einrichtung erheischen: eine im Verhältniss zur Grösse des Thieres übermässige Ausdehnung des Brutraums und Reduction oder gänzlicher Mangel des Nahrungsdotters bei den Eiern. Das Erste bedingt eine Dislocation des Filtrationsapparates, das Zweite eine stärkere Ernährung der Embryonen und somit eine reichere Zusammensetzung des Fruchtwassers. In allen bisher untersuch-



Digitized by Google

ten Fällen wirken beide Momente zusammen, wenn auch nicht immer in gleicher Stärke.

Von einer »übermässigen Ausdehnung« des Brutraums kann dann gesprochen werden, wenn die grosse Anzahl der gleichzeitig sich entwickelnden Eier, oder aber das ungewöhnlich starke Wachsthum der Embryonen den Brutraum in rascherem Tempo vergrössert, als der übrige Körper wächst. Die allein dehnbare Decke des Brutraums, d. h. die Schale des Mutterthieres wird in diesem Falle kuglig vorgetrieben und ausgedehnt, sie verändert ihre äussere Gestalt, indem sie wie ein Sack dem Rücken aufsitzt (Moina, Polyphemus), während bei gleichmässigem Wachsthum des Brutraums, d. h. des Gesammtvolumens der Embryonen und des Mutterthieres die Gestalt der Schale und die relative Weite des Brutraums sich ganz gleich bleibt. So finden wir es bei der Mehrzahl aller Cladoceren, bei welcher höchstens die Schale während des Höhepunctes der Trächtigkeit eine etwas stärkere Wölbung annimmt, nicht aber sich sackförmig ausdehnt.

Bei »übermässigem Wachsthum« der Schale aber verändert sich nicht nur ihre äussere Gestalt, sondern auch ihr innerer Bau, und darin liegt der Grund, warum sie in diesem Falle nicht mehr im Stande ist, der Function der Fruchtwasserabscheidung vorzustehen. Ihre beiden Blätter werden durch die starke Dehnung und den Druck dünn ausgezogen und so gegeneinander gepresst, dass der Binnenraum schwindet und der Blutlauf innerhalb desselben aufhört.

In diesem Falle muss ein Ersatz für diese Function der Schale geschafft werden, und dies geschieht, indem der Boden des Brutraums durch eigenthümliche Wucherung der Hypodermis sich zu einem sattelförmigen Nährboden umgestaltet (Moina), einem Organ, welches fast genau die innere Structur der Schale aufweist, aber auf kleinerer Fläche, und deshalb wohl mehr in die Höhe entwickelt. Diese Art des Nährbodens ist ein schwellbares Gewebe, bestimmt, eine bedeutende Blutmenge fortwährend und zwar nachweislich unter gesteigertem Drucke durch sich hindurchzuleiten und so Filtration von Blutplasma in das Fruchtwasser hervorzurufen.

Die ganze Abänderung der ursprünglichen Einrichtung beruht also gewissermassen nur auf einer Verlegung des Filtrirapparates von der Decke an den Boden des Brutraums; eine bedeutende Erhöhung der Leistung scheint damit nicht erreicht werden zu sollen; das Fruchtwasser von Moina, bei welcher allein diese Form des Nährbodens gefunden wurde, scheint kaum viel concentrirter zu sein, als das der übrigen Daphninen.

Anders bei den Polypheminen. Hier handelt es sich darum,

Digitized by Google

aus ganz dotterlosen und deshalb sehr kleinen Eiern ein junges Thier zu bilden von mehr als dem zehnfachen Volumen. Dies konnte nur durch Herstellung einer dem Blute an Nährstoffen weit überlegenen Flüssigkeit geschehen, und es ist selbstverständlich, dass eine solche durch Filtration des Blutes allein nicht zu erzielen war.

Wir sehen deshalb hier ein besonderes Organ auftreten zur Secretion einer proteinreichen Flüssigkeit. Dass dasselbe, die Fruchtwasserdrüse, wie man sie nennen könnte, nicht in der Schale sich bildet, als in demjenigen Theile, welcher bisher der Fruchtwasserbildung vorstand, erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, dass bei den Polyphеminen eine mindestens ebenso gewaltige Dehnung des Brutsackes stattfindet wie bei Moina, dass auch bei ihnen die Blutcirculation im Innern der Schale durch das Heranwachsen der Embryonen vollständig sistirt wird.

So bildete sich auch hier am Boden des Brutraums der Apparat zur Herstellung des Fruchtwassers, auch aus denselben Elementen wie bei Moina, aus den Zellen der Hypodermis, aber nicht durch Herstellung eines Schwellgewebes, sondern durch Bildung eines Gewölbes aus grossen Drüsenzellen, deren Aufgabe es ist, aus dem mächtigen unter ihnen vorbeistreichenden Blutstrom eine an nährenden Bestandtheilen reiche Flüssigkeit nach aussen in den Brutsack hinein abzuscheiden.

Im Beginn der Eientwicklung ruht die secretorische Thätigkeit dieses drüsigen »Nährbodens« noch beinahe vollständig, vielleicht im Zusammenhang damit, dass zu dieser Zeit noch ein Theil des zum Herzen rückkehrenden Blutes seinen Weg durch die Schale nimmt, somit also ein minder starker Strom am Nährboden selbst vorbeifliesst, jedenfalls in Uebereinstimmung damit, dass das Ei während der Furchung und der ersten Formirung der Embryonalzellen noch keine Zufuhr von aussen bedarf.

Die Vorrichtungen, durch welche der Brutraum vom umgebenden Wasser abgeschlossen wird, steigern sich mit zunehmender Concentration des Fruchtwassers, und es bedarf das kaum einer besondern Erklärung. Es liegt auf der Hand, dass ein, wenn auch nur kurzes Offenstehen des Brutraums um so nachtheiliger für das Mutterthier, wie für die Embryonen wirken muss, je mehr Nahrungsstoffe dasselbe enthält.

---



Digitized by Google

## IV.

# Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern.

Als ich vor mehreren Jahren den Bau und die Lebenserscheinungen jenes Riesen unter den Daphniden, der Leptodora hyalina, eingehender untersuchte, glaubte ich dabei Beobachtungen gemacht zu haben, welche sich mit unsern bisherigen Anschauungen über die Fortpflanzung dieser Ordnung nicht zusammenreimen liessen, ich glaubte die Männchen von Leptodora in reichlicher Menge zu einer Zeit beobachtet zu haben, zu welcher die Weibchen nur Sommereier hervorbringen. Die »Anwesenheit von Männchen mit ausgebildeten Samenelementen während mehrerer Monate, in denen nur oder doch bei weitem überwiegend Sommereier producirt werden«, schien mir schwer mit der allgemein angenommenen Anschauung zusammenzureimen, nach welcher die Sommereier sich stets ohne Befruchtung entwickeln, die Wintereier aber nur unter dem Einfluss der Begattung und Befruchtung, nach welcher also die doppelte Fortpflanzung der Daphniden zusammenfällt mit einem Wechsel von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung.

Diese Beobachtung war es, welche mir zuerst den Anstoss gab, die physiologischen Bedingungen, unter welchen die eine und die andere Art der Fortpflanzung bei den Daphniden eintritt, einer näheren Prüfung zu unterziehen. Allerdings stellte sich später heraus, dass das vermeintliche Ausbleiben der Wintereibildung bei Leptodora während der Anwesenheit von Männchen auf einem Irrthum beruht hatte, dadurch hervorgerufen, dass bei dieser Art Winter- und Sommereier nicht so auffallend von einander verschieden sind wie bei den übrigen Daphniden: es fällt thatsächlich auch hier die Bildung von Wintereiern mit dem Auftreten der Männchen zusammen. Wenn ich nun dennoch den einmal gefassten Plan nicht aufgab, so geschah dies, weil mich die irrthümliche Beobachtung zu einer kritischen Prüfung des bisher vorliegenden Beobachtungs-Materials veranlasst und sich dieses für eine klare und sichere Beurtheilung der Daphniden-Fortpflanzung als durchaus ungenügend herausgestellt hatte. Die allgemein als sicher begründet angesehenen Sätze, dass die Sommereier der Daphniden sich stets un-

Digitized by Google

befruchtet entwickeln, die Wintereier aber stets der Befruchtung bedürfen, sind beide gleich unbewiesen, gar noch nicht zu reden von der weiteren Frage nach dem etwaigen Einfluss der Begattung auf die Entstehung der letzteren.

Es kam dazu, dass die Ergebnisse der Untersuchung über den Saison-Dimorphismus des Schmetterlinge mich zu einer Anschauung über die Entstehung cyclischer Fortpflanzung hingeleitet hatte, die es mir wünschenswerth machen musste, auch bei andern Thiergruppen eine derartige Fortpflanzungsweise genauer zu beobachten, und so entschloss ich mich dazu, die voraussichtlich sehr mühevolle, möglicherweise aber wenig lohnende Arbeit einer Revision der Daphniden-Fortpflanzung zu unternehmen.

Wenig lohnend konnte diese Arbeit insofern ausfallen, als es sehr möglich war, dass die bisherigen Anschauungen in der Hauptsache richtig waren und nur des scharfen Beweises bedurften, um als feststehend in die Wissenschaft aufgenommen zu werden. So weit meine Beobachtungen bis jetzt reichen, verhält es sich in der That so: die Fortpflanzung der Daphniden ist in der That ein strenger Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Dass aber die bisherige Annahme, dass dem so sei, nichts weiter als eine blosse Vermuthung war, wenn vielleicht auch eine sehr wahrscheinliche, dass der Beweis für sie fehlte, dass somit erneute Versuche und Beobachtungen durchaus nöthig waren, auch wenn es sich bei ihnen nur um diesen einen fundamentalen Punct gehandelt hätte, das beweist am besten eine kurze Uebersicht über die bisher vorliegenden Beobachtungen. In Wahrheit handelte es sich nicht nur um die Frage: werden die Sommereier niemals befruchtet und bedürfen die Wintereier stets der Befruchtung, sondern es knüpfte sich daran die weitere noch ganz unentschiedene Frage, ob die Erzeugung von Wintereiern etwa von der Anwesenheit der Männchen oder überhaupt von welchen physiologischen Bedingungen dieselbe abhängig sei.

Von den beiden Fortpflanzungsarten der Daphniden ist lange Zeit hindurch nur die eine als solche erkannt worden: die Fortpflanzung durch Sommereier. Zuerst sah man in dieser eine gewöhnliche geschlechtliche Vermehrung, dann wies J. C. Schäffer [1]) an der nach ihm benannten Daphnia Schaefferi nach, dass die Weibchen auch ohne Dazwischenkunft von Männchen lebende Nachkommenschaft aus diesen Eiern hervorbringen können, fasste dies aber als Ausnahmefall auf und

1) Die grünen Armpolypen, die geschwänzten und ungeschwänzten zackigen Wasserflöhe u. s. w. Regensburg 1755.

Digitized by Google

schloss aus seinen Versuchen nur, dass »diese Wasserthierchen sich im Falle der Noth auch ohne Befruchtung vermehren können«.

Indessen hielt Schäffer sowohl als sein nächster Nachfolger auf diesem Gebiete, der vortreffliche Ramdohr[1]) diese ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Individuen für Zwitter, und erst Jurine[2]) verschaffte der seither gültigen Meinung den Sieg, dass es sich hier nicht um Selbstbefruchtung, sondern um ungeschlechtliche Fortpflanzung handle.

Gerade Jurine aber verkannte gänzlich die Existenz einer zweiten Art von Eiern und stellte sich vor, dass dieselbe Art von Eiern (Sommereier) von den im Herbst auftretenden Männchen befruchtet würde. Obwohl dies ein Irrthum war, insofern eine besondere, in morphologischer und chemischer Hinsicht verschiedene Art von Eiern, die Wintereier, hauptsächlich befruchtungsbedürftig sind, so hat doch bis heute noch Niemand nachgewiesen, dass nicht auch Sommereier befruchtet werden können, und auch ich selbst bin dazu bis jetzt nicht im Stande und kann nur den entgegengesetzten Beweis beibringen, dass Wintereier zu ihrer Entwicklung der Befruchtung bedürfen.

Was diese letzteren anbetrifft, die Wintereier, so wurden sie zwar früh schon beobachtet, aber sehr spät erst gelangte die Erkenntniss ihrer wahren Natur zur Geltung in der Wissenschaft.

Schon 1785 beschrieb O. F. Müller[3]) die Dauereier der Gattung Daphnia und deren auffallende accessorische Hüllen sehr gut, führte auch für letztere den gut gewählten Namen des »Sattels« oder »Ephippium« ein, erkannte aber nicht die eigentliche Bedeutung der ganzen Bildung als eines Schutzapparates für eine zweite Art von Eiern. Zwar sagt er ausdrücklich: »Man möchte die zwei schwarzen Puncte im Ephippium für Ovarien oder für Eier halten, allein sie werden zusammen mit dem Ephippium und der übrigen Haut bei der Häutung des Thieres abgeworfen. Die wahren Eier aber, die sich zu Jungen entwickeln, sind sowohl zahlreicher als auch anders angeordnet« u. s. w. Die Beobachtungen sind völlig richtig, aber den Vorstellungen der Zeit lag die Idee einer doppelten Art der Fortpflanzung noch allzufern, als dass Müller den richtigen Schluss hätte ziehen können. Hielt doch Jurine in seinem 1820 erschienenen Werk noch immer nicht die Ephippien mit ihren beiden »loges ovoides« für das, was sie sind, sondern

1) Mikrographische Beiträge zur Entomologie und Helminthologie. 1. Beiträge zur Naturgeschichte einiger deutscher Monoculus-Arten. Halle 1805.

2) Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève. Genève et Paris, 1820.

3) Entomostraca seu Insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit Lipsiae et Havniae, 1785. 4⁰. c. tab. 21. col.

Digitized by Google

erklärte sie für eine pathologische Erscheinung: »la maladie de la selle« und zerbrach sich den Kopf über die Ursachen dieser seltsamen Krankheit und über ihre Folgen für das betroffene Individuum![1])

Dagegen hatte Ramdohr, dessen Untersuchungen Jurine unbekannt geblieben waren, schon fünfzehn Jahre früher (1805) das Ephippium ganz richtig als einen Schutzapparat für das überwinternde Ei erkannt und eine Reihe der vortrefflichsten Beobachtungen über die Bedingungen ihrer Entstehung gegeben, auf welche ich in Folgendem noch öfters zurückkommen werde.

Wenn man das Thatsächliche unserer Kenntnisse über die Fortpflanzung der Daphniden in physiologischer und biologischer Beziehung geben will, kann man bei Ramdohr's Beobachtungen stehen bleiben, denn in diesen Beziehungen sind seine Nachfolger nicht über ihn hinausgegangen. Anders in der Erkenntniss der morphologischen Verhältnisse, in welcher vor Allem die Forschungen Lubbock's neue Erkenntnisse im Gefolge hatten.

Aus Ramdohr's Darstellungen aber lässt sich bereits das Bild von der Fortpflanzung der Daphniden ableiten, wie es bis in die neueste Zeit Gültigkeit behalten hat, sobald wir dieselben durch Jurine's Ansicht ergänzen, dass die Fortpflanzung ohne Männchen nicht auf einem Zwitterthum der betreffenden Weibchen beruht, sondern auf der Fähigkeit der Sommereier, sich ohne Befruchtung zu entwickeln. Ramdohr wies einmal nach, wie ungemein stark und schnell die Daphniden sich auf ungeschlechtlichem Wege (nach seiner Auffassung durch Selbstbefruchtung) zu vermehren im Stande sind. Ein Weibchen von Daphnia longispina, welches isolirt gehalten wurde, lieferte in 19 Tagen etwa 140 Junge, und Ramdohr berechnete daraus die gesammte Nachkommenschaft einer einzigen Daphnia für den Zeitraum von 60 Tagen auf 1291,370,075 Individuen, eine Zahl, die ich bei den sehr mässigen Voraussetzungen Ramdohr's mit Gerstäcker eher für zu niedrig halte. Ramdohr zeigte auch durch Versuche, in denen stets ein einzelnes Thier jeder Generation von der Geburt an isolirt beobachtet wurde, dass vom Juni bis in den September zehn auseinander hervorgehende Generationen rein weiblich (nach seiner Auffassung zwittrig) waren, dass aber die elfte Generation dann neben Weibchen auch Männchen enthielt, dass Mitte October Begattung eintrat und dass nun — nach Ramdohr's Ansicht in Folge der Begattung — die Weibchen erst begannen, Wintereier hervorzubringen und zwar ein jedes Weibchen deren »mehrere Mal in wochenlangen Zwischenräumen«, um sodann

1) a. a. O. p. 121.

Digitized by Google

wieder mit der Erzeugung von Sommereiern zu beginnen. Werden die Weibchen »nicht sattsam befruchtet, so bringen sie nur ein- oder zweimal Wintereier hervor«, Weibchen aber, die in jener Jahreszeit gar nicht zur Begattung gelangen, bringen höchstens leere Ephippien hervor, nicht aber Wintereier (a. a. O. p. 29).

Daraus und aus allen im Allgemeinen damit übereinstimmenden späteren Beobachtungen hat sich denn die Anschauung gebildet, welche wir heute in allen Handbüchern der Zoologie vertreten finden und welcher z. B. Claus [1]) in folgenden Worten Ausdruck giebt: »Im Frühjahr und Sommer sind es in der Regel nur die Weibchen, welche massenhaft unsere stehenden Gewässer bevölkern. Zu dieser Zeit pflanzen sich dieselben ohne Zuthun der Männchen durch sog. Sommereier fort«....... »Zur Herbstzeit produciren dieselben Weibchen aus dem nämlichen Geschlechtsorgan, wahrscheinlich in Zusammenhang mit der vollzogenen Begattung sog. Wintereier, welche nur zu zweien in den Brutraum eintreten und von einer festen Hülle der abzustreifenden Schale, dem sog. Ephippium, sowie von einem Chorium umgeben werden. Die hartschaligen Eier überdauern den Winter und lassen erst im nächsten Frühjahr die neue Brut zur Entwicklung kommen.«

Wenn man davon absieht, dass der grössere Theil aller Daphnoiden überhaupt niemals Ephippien bildet, wie im zweiten Abschnitt nachgewiesen wurde, sowie, dass zahlreiche Gattungen nicht blos zwei, sondern viele Wintereier gleichzeitig hervorbringen, wenn man vielmehr diesen Satz nur auf die Gattung Daphnia und ihre nächsten Verwandten bezieht, von deren Lebenserscheinungen er auch allein abgeleitet ist, so drückt er in der That genau den Standpunct der heutigen Erkenntniss aus. Es war einerseits sicher, dass die Weibchen längere Zeit sich parthenogenetisch fortpflanzen können, und stand andererseits fest, dass die Bildung von Wintereiern stets mit dem Auftreten von Männchen zusammenfällt. Es war aber weder bewiesen, dass Sommereier nicht befruchtet werden können, noch dass Wintereier zur Entwicklung des Embryo der Befruchtung bedürfen, und es fehlte weiter jeder bestimmte Anhalt, von welchen Einflüssen die Entstehung der Wintereier in den Ovarien der Weibchen abhängig ist, im Besondern war es durchaus nicht zu sagen, ob und in wie weit der Vollzug der Begattung dabei einen Einfluss ausübe.

Wenn Claus neuerdings aus den vorhandenen Beobachtungen die Sätze ableiten zu können glaubt, dass die Production von Ephippien nicht von dem Einfluss der Begattung abhängt und dass wahrscheinlich

1) Grundzüge der Zoologie. 3. Aufl. Marburg u. Leipzig 1875, p. 495.

Digitized by Google

auch die Erzeugung der Wintereier selbst unabhängig von *diesem Einflusse* ist, so hat er zwar damit die Wahrheit getroffen, *möchte aber* kaum zu diesem Ausspruch gelangt sein, wenn er *die sehr zahlreichen* und sorgfältig angestellten Beobachtungen des letzten Experimentators über Daphnidenfortpflanzung, Sir JOHN LUBBOCK's, dabei im Sinne gehabt hätte. Denn diese scheinen sehr für eine völlige Abhängigkeit der Wintereibildung von vorausgegangener Begattung zu sprechen. Unter vielen Hunderten von Versuchen ist es diesem ausgezeichneten Beobachter nicht ein einziges Mal gelungen, auch nur die Bildung von Ephippien, geschweige denn die von Wintereiern bei völlig isolirten, niemals mit Männchen in Berührung gekommenen Weibchen zu beobachten.

Dem gegenüber mussten die wenigen entgegengesetzten Beobachtungen RAMDOHR's mindestens als Ausnahmefälle betrachtet, wenn nicht ganz in Zweifel gezogen werden. Von den Angaben JURINE's aber werde ich später zeigen, dass sie für Entscheidung dieses Punctes überhaupt nicht herangezogen werden dürfen, da derselbe keinen Unterschied machte zwischen Ephippien und Wintereiern, da überhaupt seine an und für sich sehr genauen und zuverlässigen Beobachtungen erst an der Hand neuer Untersuchungen verständlich werden.

Neue Beobachtungen waren unerlässlich, wenn diese Fragen zur Entscheidung kommen sollten, denn Niemand konnte aus den sich widersprechenden Resultaten RAMDOHR's und LUBBOCK's mit Sicherheit entnehmen, wie der wirkliche Thatbestand sei.

Die Aufgabe, welche sich mir stellte, war daher die folgende. Zuerst musste ermittelt werden, ob die Vorgänge der Wintereibildung, inbegriffen die Bildung der Ephippien, in irgend einer Weise von vorausgegangener Begattung abhängig sei, sodann aber, ob die Wintereier zur Entwicklung eines Embryos der Befruchtung bedürfen, oder ob sie sich auch ohne eine solche entwickeln können. Die Verneinung der ersten Frage schloss natürlich nicht die der zweiten ein, es war sehr wohl denkbar, dass zwar die Bildung der Wintereier im Ovarium, sowie die Entstehung des Ephippium gänzlich von der Begattung unabhängig sind, dass aber die einmal gebildeten Eier sich nur unter dem Einfluss der Befruchtung zu Embryonen entwickeln. Ich will hier gleich im Voraus aussprechen, dass es sich sogar thatsächlich so verhält. A priori konnte aber auch das Gegentheil nicht undenkbar erscheinen. So wenig auch bisher irgend ein Fall bekannt geworden ist, in welchem die Beschaffenheit des werdenden Eies im Ovarium durch vorhergehende Begattung bestimmt würde, so konnte doch nur an der Hand der Thatsachen die Möglichkeit eines solchen Vorkommnisses geleugnet werden.

Digitized by Google

Hat doch SCHNEIDER[1]) gezeigt, dass bei Mesostomum Ehrenbergi das Ausbleiben der Begattung allerdings einen Einfluss auf die Qualität des Eies ausübt, freilich erst auf das Ei der folgenden Generation, welche dadurch winterbrütig wird. Hätte sich auch bei den Daphniden etwas Derartiges als wirklich bestehend herausgestellt, so wäre man daraus noch nicht berechtigt gewesen, die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung eines solchen Eies zu leugnen. Denn Vollzug der Begattung und Befruchtung der Eier ist keineswegs ein und dasselbe, und es giebt eine ganze Reihe von Thatsachen, welche zwar die Entstehung des Wintereies von erfolgter Begattung abhängig erscheinen lassen, welche es aber zugleich sehr unwahrscheinlich machen, dass eine Befruchtung des Eies durch den Act der Begattung erfolge, welcher dessen Entstehung hervorzurufen schien. Es wurde nämlich häufig beobachtet (LUBBOCK), dass erst drei Wochen oder länger nach der Begattung ein Winterei zur Ausbildung gelangte, vorher aber mehrfach zahlreiche Sommereier. Ein Receptaculum seminis besitzen aber die Daphniden nicht, und der Zweifel war deshalb vollkommen berechtigt, ob überhaupt so lange Zeit nach der Begattung Samen im Körper des Weibchens noch vorhanden sei.

Man stand hier zwischen verschiedenen Möglichkeiten. Man konnte mit LUBBOCK annehmen, dass die Befruchtung hier nicht am reifen Ei vor sich ginge, wie bei allen übrigen Thieren, sondern schon im ersten Stadium ihrer Entstehung; gewisse, später mitzutheilende Thatsachen gaben dieser Ansicht einen Schein von Berechtigung; oder man konnte vermuthen, dass eine zweite Begattung zur Befruchtung des durch die erste ins Leben gerufenen Eies eintreten müsse, falls dieses Ei entwicklungsfähig werden solle; oder endlich man konnte an die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung denken.

Ich erwähne dies Alles nur, um zu zeigen, wie unsicher und schwankend der Boden der Thatsachen war, auf dem unsere Kenntniss der Daphnidenfortpflanzung bisher stand.

### Ist die Entstehung der Wintereier abhängig von der Begattung?

Der einzige sichere Weg, auf welchem die in der Ueberschrift enthaltene Frage beantwortet werden kann, ist der, dass man Daphnidenweibchen unmittelbar nach ihrer Geburt isolirt und später nach jeder erfolgten Geburt die Jungen entfernt. Werden von dergestalt isolirten Weibchen Wintereier gebildet, so ist damit bewiesen, dass dieselben

1) Untersuchungen über Plathelminthen. Giessen 1873.

Digitized by Google

auch unabhängig vom Einfluss der Begattung entstehen können, und gelingt es, bei einer grossen Anzahl isolirter Weibchen die Entstehung von Wintereiern zu beobachten, so wird der Schluss berechtigt sein, dass die Begattung mit der Hervorbringung von Wintereiern überhaupt nichts zu thun hat.

Derartige Versuche sind nun bereits — wie oben erwähnt wurde — von dem letzten Beobachter der Daphnidenfortpflanzung, Lubbock, in grosser Anzahl angestellt worden, aber ohne entscheidenden Erfolg. Lubbock erklärt ausdrücklich, dass es ihm niemals gelungen sei, »Wintereier von isolirten Individuen zu erhalten«, vielmehr waren alle diejenigen Weibchen, welche Wintereier hervorbrachten, zu irgend einer Zeit ihres Lebens mit Männchen in Berührung gewesen.

Vor Lubbock haben Jurine und Ramdohr ähnliche Versuche angestellt, Ersterer indessen nicht nur in ganz anderer Absicht, sondern auch befangen in der irrigen Meinung, dass die Ephippien eine Krankheit seien. Gerstäcker taxirt deshalb die sonst vortrefflichen Versuche Jurine's in diesem Puncte zu hoch, wenn er meint, dieselben seien darauf gerichtet gewesen, »zu ermitteln, ob unbefruchtete Weibchen überhaupt, eventuell wie oft und in welchen Intervallen sie Ephippien zu produciren im Stande seien.«

Jurine dachte gar nicht daran, dass die »Maladie de la selle« in irgend einem Zusammenhang mit der Begattung stünde; er isolirte seine Weibchen vielmehr nur deshalb, um vor Verwechselung mit andern geschützt zu sein.

Nun würde man zwar aus seinen Beobachtungen, nach welchen bei isolirten Weibchen wiederholt die »Maladie de la selle« eintrat, schliessen dürfen, dass die Ephippien auch unabhängig von der Begattung entstehen können, keineswegs aber — wie Gerstäcker meint — denselben Schluss auch auf die Wintereier ausdehnen. Ob in den von Jurine an diesen isolirten Weibchen beobachteten Ephippien Eier enthalten waren, lässt sich aus seinen Angaben absolut nicht ersehen. Wenn Jurine von »deux loges ovoides« spricht »qu'on remarque ordinairement placées au centre de la selle«, so darf dies keineswegs als ein Beweis genommen werden, dass im Ephippium Eier enthalten waren; denn bei allen, nicht schon ganz tiefschwarz gefärbten Ephippien erkennt man die zwei Logen in denselben schon mit blossem Auge sehr gut und gerade am besten dann, wenn sie leer sind. Es wird sich übrigens aus dem Folgenden mit Sicherheit ergeben, dass bei der Art, mit welcher Jurine experimentirte (Daphnia Pulex), die Logen der Ephippien in seinen angezogenen Versuchen ganz bestimmt leer gewesen sein müssen.

Digitized by Google

Gerstäcker irrt deshalb [1]), wenn er durch diese Versuche für bewiesen hält, dass eine ein- bis viermalige Production von Ephippialeiern auf spontanem Wege« [2]) vorkomme, ein Irrthum, der nicht nur sehr verzeihlich, sondern sogar fast unvermeidlich war bei Jedem, der nicht auf eigenen neuen Beobachtungen fusste, sondern nur das vorhandene Beobachtungsmaterial kritisch sichten wollte. Ich bemerke dies ausdrücklich, um nicht in den Verdacht der Undankbarkeit zu fallen einem Schriftsteller gegenüber, der durch die vortreffliche kritische Sichtung und Zusammenstellung des bisher Geleisteten sich den Dank eines Jeden verdient hat, der auf dem Gebiete der Crustaceen vorwärts arbeiten will.

Wenn aber auch die Beobachtungen Jurine's unentschieden lassen, ob Wintereier von isolirten Weibchen hervorgebracht werden können, so beweisen sie allerdings, dass Ephippien unabhängig vom Einfluss der Männchen gebildet werden können, denn bei drei Weibchen trat ein- oder mehrmals die Bildung eines Ephippiums auf.

Dasselbe Resultat lieferte ein Versuch von Ramdohr (a. a. O. p. 29), nach welchem ein isolirtes Weibchen ein Mal einen Sattel bekam, aber ohne Eier.

Stünden diesen Beobachtungen nicht die zahlreichen negativen Versuche Lubbock's entgegen, so hätte man aus ihnen schon den richtigen Schluss ziehen können, dass die Bildung der Ephippien überhaupt unabhängig von der Begattung ist, so aber konnten diese vier positiven Beobachtungen doch nur beweisend dafür gelten, dass in einzelnen Fällen die Ephippialbildung auch ohne Einfluss der Männchen eintreten kann, ohne dass damit schon gesagt war, dass dieselbe nicht für gewöhnlich durch die Begattung hervorgerufen wurde. Man musste diese Fälle als Ausnahmen auffassen, wie dies auch von Gerstäcker logisch vollkommen richtig geschehen ist [3]).

Ich selbst habe nun eine grosse Anzahl von Versuchen in der Art angestellt, wie sie von Lubbock, Jurine und Ramdohr gemacht worden sind. Einzelne neugeborne Weibchen wurden in einem kleinen Glase isolirt aufgezogen und beim Absetzen von Brut dieselbe jedesmal sorgfältig entfernt. Um jeden Verdacht zu beseitigen, als könne etwa ein männliches Junge dennoch zurückgeblieben sein, wurde die Trennung von der Brut dadurch bewirkt, dass das Mutterthier aus dem alten in ein neues Gefäss übertragen wurde. In dieses wurden dann gereinigte

1) Und ebenso auch Claus, der in seiner oben angezogenen neuesten Schrift ebenfalls die Jurine'schen Versuche in diesem Sinne auffasst. Diese Zeitschr. Bd. XXVII, p. 397.

2) a. a. O. p. 977.

3) a. a. O. Bd. V. p. 978.

Digitized by Google

grüne Algenfäden zum Frischhalten des Wassers und frisches Futter gebracht. Damit aber auch dieses nicht etwa ein unbeachtetes junges Männchen mit einschleppen konnte, wurde es vorher einige Secunden lang gekocht.

Es dauerte indessen sehr lange, ehe ich zu einem positiven Resultat kam. Ich begann die Versuche mit Daphnia Pulex. Ueber 200 Versuche blieben resultatlos, d. h. es wurde zwar eine Brut von Jungen nach der andern hervorgebracht, aber nicht ein einziges Ephippium. Und doch wurden Ephippien mit Dauereiern zu derselben Zeit gebildet und mehr wie einmal fand ich Weibchen mit Ephippialeiern in solchen Versuchsgläsern vor, die ich längere Zeit nachzusehen versäumt und in denen sich nun eine zahlreiche Nachkommenschaft angesammelt hatte. Immer aber waren dann Männchen vorhanden!

Ich schloss daraus, dass — zur Zeit dieser Versuche wenigstens (Vorfrühling) — nur einzelne aus einer grossen Anzahl von Weibchen Dauereier hervorbrächten. Da es nun nicht möglich ist, Hunderte von isolirten Thieren gleichzeitig im Auge zu behalten, so modificirte ich den Versuch so, dass ich nicht mehr einzelne Weibchen von Männchen absperrte, sondern gleich eine grössere Anzahl derselben. Auch bei Daphnia Pulex ist es sehr leicht, schon unmittelbar nach der Geburt das Geschlecht zu erkennen; die stummelförmigen vorderen Fühler des Männchens lassen keine Verwechslung zu. So setzte ich nun bis zu 50 neugeborene Weibchen zusammen in ein Versuchsglas.

Nun wurden von einzelnen Weibchen Ephippien gebildet. Ich theile einige der Versuche hier mit.

### Versuch 1. Daphnia Pulex.

25. März: Geburt von 20 Weibchen, welche zusammen aufgezogen wurden.
17. April: 1 Ephippium abgelegt.
19. April: 2 Ephippien abgelegt; 13 der Weibchen tragen Sommereier oder Embryonen im Brutraum.
23. April: 1 Ephippium abgelegt.
24. April: 3 Ephippien abgelegt.

Bei allen 7 Weibchen, welche Ephippien hervorbrachten, wurde vor dem Ablegen derselben auch schwarzer, von Oeltropfen freier Winterdotter in beiden Ovarien beobachtet; bei Keinem derselben erfolgte später die Bildung eines zweiten Ephippiums, sie producirten vielmehr alle sieben später Sommereier.

Mir war das Resultat dieses Versuches nach so vielen vorherge-

Digitized by Google

gangenen, rein negativen Erfahrungen so unerwartet, dass ich im Gedanken an die von KURZ neuerdings beobachteten Daphnien-Zwitter alle 20 Individuen dieses Versuches auf ein etwaiges Zwitterthum untersuchte. Sie waren aber alle rein weiblich. So auch in allen folgenden Versuchen. Ueberhaupt habe ich niemals unter den vielen Hunderten von Daphnienweibchen, welche ich durchmustert habe, einen Zwitter gefunden. Dieselben müssen also doch wohl im Allgemeinen sehr selten vorkommen.

Versuch 2. Daphnia Pulex.

23. April: Geburt von 53 Weibchen (von verschiedenen Müttern), welche zusammen aufgezogen werden.

12. Mai: 37 Weibchen tragen Sommereier oder Embryonen, eines hat 2 Junge bereits geboren; 9 Weibchen tragen Winterdotter in beiden Ovarien und Ephippien, an welchen die Logen bereits schwärzlich gefärbt sind, sie werden von den übrigen getrennt; bei 2 Weibchen ist die Art der Eibildung noch unklar; 5 sind gestorben.

19. Mai: Die 9 Weibchen, welche Winterdotter im Ovarium trugen, haben 9 Ephippien abgelegt; diese sind jedoch leer; alle tragen jetzt Embryonen im Brutraum und Sommerdotter im Ovarium.

Versuch 3. Daphnia Pulex.

9. Mai: 42 neugeborene Weibchen werden zusammen aufgezogen.

21. Mai: 5 sind todt; von den 37 lebenden tragen 28 bereits Embryonen im Brutraum, 8 Sommerdotter im Ovarium und nur 1 Weibchen die Anfänge von Ephippium-Bildung.

25. Mai: Ein leeres Ephippium abgesetzt.

Versuch 4. Daphnia Pulex.

24. April: 29 neugeborene Weibchen (von 4 Müttern) werden zusammen aufgezogen.

19. Mai: 14 leere Ephippien abgelegt; 13 Weibchen tragen Ephippien und Winterdotter in beiden Ovarien; 16 Weibchen haben Sommereier im Brutraum; von 14 Weibchen, welche Wintereier entwickelten, ging somit eines nach dem Ablegen des Ephippiums zur Bildung von Sommereiern über, während die anderen 13 zum zweiten Mal ein Ephippium bildeten.

Ich könnte noch eine Reihe von Versuchen mittheilen, die dasselbe beweisen, was diese vier, dass nämlich bei Daphnia Pulex

Digitized by Google

nicht nur Ephippien, sondern auch Wintereier von Weibchen gebildet werden können, die niemals mit Männchen in Berührung kamen, dass aber die Eier im Ovarium liegen bleiben und nicht in das Ephippium eintreten.

In Versuch 1 finde ich allerdings nicht besonders in meinem Tagebuch erwähnt, dass Winterdotter in den Ovarien vorhanden war, ehe das Ephippium abgesetzt wurde, bei allen anderen, auch den hier nicht mitgetheilten, ist dies ausdrücklich festgestellt.

Sehr interessant war es mir, nach Feststellung dieses Thatbestandes die Beobachtungen Jurine's mit den meinigen zu vergleichen und sie in vollständigem Einklang mit den meinigen zu finden, wie denn auch die eine Beobachtung Ramdohr's denselben nicht widerspricht, sondern nur die Anwesenheit eines Wintereies im Ovarium während der Bildung des Sattels übersehen wurde.

Die Jurine'schen Beobachtungen waren mir nun vollkommen verständlich, und ich kann nicht umhin, diesem feinen und genauen Beobachter volle Anerkennung zu zollen für die rein objective Darstellung des Gesehenen auch da, wo er in irrigen Vorurtheilen befangen, ganz andere und unrichtige Deutungen im Sinne hatte. Es wird dadurch möglich, dieselben auch heute noch für die Wissenschaft zu verwerthen, wo wir sie mit ganz anderen Augen ansehen. Sie bestätigen vollkommen meine oben erhaltenen Resultate.

Jurine beobachtete an Weibchen, die von der Geburt an isolirt gehalten wurden, mehrmals die Bildung einer Sella, welche stets verbunden war mit dem Auftreten einer grünen, undurchsichtigen Sustanz in den Ovarien. Jurine glaubte, dass diese grüne Substanz es sei, welche durch ihren Uebertritt in den Brutraum die Bildung der Sella veranlasse, wenn er sich auch nicht zu erklären wusste, wie dies zugehen solle. »Qu'est donc cette matière verte? Si elle entre dans la matrice (den Brutraum), comment en sort elle pour former sur le dos de l'animal un corps dont la figure et le réseau sont invariablement les mêmes«. Ein wenig wurde seine Beobachtung allerdings auch durch die vorgefasste irrige Deutung der Erscheinungen beeinflusst, insofern er beobachtet zu haben glaubte, dass bei mehrmaliger, successiver Production von Ephippien die grüne Substanz allmälig an Menge abnehme, in dem Maasse nämlich, als sie zur Bildung von Sätteln verbraucht werde: aber wenn dies auch unrichtig ist, so hat Jurine die Hauptsache doch richtig gesehen, dass nämlich die grüne Substanz so lange in den Ovarien vorhanden ist, als noch Ephippien gebildet werden. Ich werde später zeigen, dass in der That neue Ephippien so lange gebildet werden, als die grüne Substanz noch im Ovarium unverändert vorhanden ist,

Digitized by Google

dass also die Bildung von Ephippien in der That in genauem Zusammenhang steht mit der Anwesenheit der grünen Substanz, wenn freilich auch in einem anderen, als JURINE meinte.

Die »grüne Substanz« ist nämlich gar nichts Anderes, als der bei auffallendem Licht grünlichweiss erscheinende Dotter des Wintereies. Die JURINE'schen Versuche bestätigen somit, dass bei isolirten Weibchen Wintereier in den Ovarien gebildet werden, gleichzeitig mit dem Ephippium. Sie lassen aber auch weiter erkennen, dass diese Wintereier nicht in das Ephippium eintraten, trotz der gegentheiligen Vorstellung JURINE's, der durch Austreten der grünen Substanz eben gerade den Sattel sich bilden liess. Es wird ausdrücklich bemerkt, dass ihm die völlig räthselhaften »loges ovoides« stets leer erschienen seien, solange noch Materie in den Ovarien zurückblieb, um neue Sättel zu bilden und dass diese Logen sich nur dann füllten, wenn die grüne Substanz ganz erschöpft oder ganz verschwunden war (par l'entière effusion ou la disparition de la matière verte) [1].

Aus der zweiten Hälfte dieses Satzes könnte es scheinen, als ob JURINE die Logen zuweilen mit Eiern gefüllt gesehen habe. Mir ist dies bei isolirten Weibchen nie vorgekommen, mir schien ausnahmslos bei D. Pulex das Ei im Ovarium zurückzubleiben und ich fand die Logen immer leer. Wäre die Angabe JURINE's bestimmter, so würde ich dennoch geneigt sein, anzunehmen, dass in selteneren Fällen der Uebertritt des Eies erfolgt, wie dies auch bei Moina rectirostris ausnahmsweise vorkommt, doch ist auch ein Irrthum von Seiten JURINE's möglich, da bei D. Pulex die Logen sehr bald tiefschwarz werden und dann leicht der Anschein einer Füllung mit Dotter entstehen kann.

Mag aber auch ausnahmsweise ein Uebertreten des Wintereies bei D. Pulex vorkommen, so bestätigen doch die Angaben JURINE's jedenfalls, dass zumeist die Ephippien isolirter Weibchen leer abgelegt werden.

Warum tritt nun aber das im Ovarium fertig ausgebildete Winterei nicht in die zu seinem Empfang bereit stehende Loge des Sattels ein? und was wird aus dem Ei, wenn es wirklich im Ovarium zurückbleibt? Die Antwort hierauf ist in den weiter unten folgenden Versuchen mit Moina rectirostris und paradoxa enthalten; hier sei nur hervorgehoben, dass nicht nur in den vier mitgetheilten, sondern in allen überhaupt mit Daphnia Pulex angestellten Isolirungsversuchen ausnahmslos die Ephippien, welche abgelegt wurden,

1) a. a. O. p. 124.

Digitized by Google

leer waren. Längere Zeit hindurch hatte ich dies übersehen und als selbstverständlich angenommen, dass der in den Ovarien gesehene Winterdotter vor Ablage des Ephippiums in dasselbe eingetreten sei. Nur in seltenen Fällen kann man von aussen schon dem Ephippium mit Bestimmtheit ansehen, ob es Eier enthält oder nicht, nämlich nur bei schwach pigmentirten Ephippien; bei der gewöhnlichen tiefschwarzen Färbung derselben imponiren die Logen, wie oben bereits erwähnt, schon allein als Eier, auch wenn sie leer sind.

Ich lernte dies erst unterscheiden, als ich die bei Abschluss von Männchen entstandenen Ephippien zur Entscheidung der zweiten Frage benutzen wollte: können unbefruchtete Dauereier sich zum Embryo entwickeln?

Ich hatte alle in den vorstehenden Versuchen erhaltenen Ephippien und noch zahlreiche andere von ähnlichen Versuchen herrührende gesammelt und in stets frisch erhaltenem Wasser aufbewahrt. Als nun nach mehreren Monaten vergeblichen Wartens keine Jungen ausschlüpften, schöpfte ich Verdacht, zerriss eines der Ephippien mit Nadeln und fand es vollständig leer, ebenso ein zweites und alle folgenden und auch in allen späterhin noch mit isolirten Daphnia Pulex angestellten Versuchen erhielt ich immer nur leere Ephippien.

Aus diesem Grunde durfte ich wohl oben behaupten, dass in den entsprechenden Versuchen Jurine's die Ephippien nicht nur meistens — wie Jurine selbst angiebt — sondern wahrscheinlich immer keine Eier enthielten.

In den vier angeführten Versuchen waren bei 1) sieben unter zwanzig Weibchen, welche Ephippien hervorbrachten, bei 2) neun unter achtundvierzig, bei 3) eines unter siebenunddreissig, bei 4) producirten von 29 Weibchen 14 Ephippien und zwar 13 von diesen zwei Mal hintereinander.

Das Verhältniss zwischen den Weibchen, welche Sommereier und jenen, welche Dauereier hervorbrachten, erscheint schon allein danach als ein sehr schwankendes, noch mehr aber, wenn ich hinzusetze, dass bei mehreren Versuchen auch nicht ein einziges Weibchen Ephippien producirte. Es kann somit nicht Wunder nehmen, dass die Versuche mit einzeln abgesperrten Weibchen nur selten zum Ziel führen, da die Sommereier producirenden Weibchen meist in der Majorität und häufig in einer sehr bedeutenden Majorität sind, und da es andererseits sehr schwierig ist, bei dieser Methode mit grossen Massen zu operiren.

Wenn aber auch aus diesen Versuchen mit Daphnia Pulex hervorgeht, dass sowohl Wintereier, als Ephippien unabhängig von männlichem Einfluss entstehen können, so ist doch — auch wenn ich die



Digitized by Google

nicht mitgetheilten Versuche mitrechne — die Zahl der Versuche doch wohl immer noch zu klein, besonders der grossen Zahl von Versuchen gegenüber mit rein negativem Resultat, um zu beweisen, dass dies nicht blosse Ausnahmefälle waren und dass stets die Winterei- und Ephippiumbildung unabhängig von der Begattung vor sich geht.

Beweisend für die Allgemeinheit dieser Unabhängigkeit sind aber die an zwei Moina-Arten angestellten Versuche. Ich experimentirte mit Moina rectirostris Jurine und mit einer bisher unbekannten Art, die ich an anderem Ort genauer beschreiben und ihrer von den beiden anderen bekannten Moina-Arten auffallend abweichenden Samenelemente halber als Moina paradoxa bezeichnen werde.

Bei diesen beiden Moina-Arten gelingt es sehr leicht, die Entstehung der Wintereier als gänzlich unabhängig von der Anwesenheit der Männchen nachzuweisen und zwar vor Allem deshalb, weil hier die Wintereier in Masse zu jeder Jahreszeit producirt werden.

Aus einer grossen Reihe von Versuchen führe ich einige der instructivsten Fälle an:

### Versuch 5. Moina retirostris.

30. April: Sieben Weibchen von Moina rectirostris haben im Verlauf von zwei Tagen 41 weibliche Junge geboren, welche zusammen aufgezogen werden.

6. Mai: 23 der noch sehr kleinen Thierchen lassen bereits die Bildung von Wintereiern an den spindelförmigen Massen kreideweissen Dotters in beiden Ovarien deutlich erkennen.

11. Mai: 34 Weibchen zeigen sich in Wintereibildung begriffen, die meisten haben bereits fertige Ephippien, aber noch leere Logen darin, bei mehreren ist der Dotter schon in die Logen eingetreten, bei wenigen liegt zwar Winterdotter in den Ovarien, aber die Ephippiumbildung hat erst begonnen. Nur 5 Weibchen tragen Embryonen, 2 sind todt und lassen die Art der Eibildung nicht mit Sicherheit erkennen.

Sonach haben von 38 Weibchen nur 5 Sommereier producirt, 34 aber Wintereier.

### Versuch 6. Moina rectirostris.

25. Februar: Getrockneter Schlamm, welcher Wintereier von Moina rectirostris enthielt, wurde mit Wasser angesetzt. Es entwickelten sich nur 2 Weibchen, welche bereits am 16. März zahlreiche

Digitized by Google

Embryonen im Brutraum enthielten. Die Mütter wurden getrennt und am

19. März: erfolgte bei der einen die Geburt von 20 Weibchen, welche getrennt von der Mutter zusammen aufgezogen wurden.

28. März: 12 Weibchen todt; 4 mit Sommereiern oder Embryonen, 4 in Winterei- und Ephippiumbildung.

Versuch 7. Moina rectirostris.

1. April: Eines der 4 Weibchen des vorigen Versuchs setzt 9 weibliche Junge ab, die zusammen aufgezogen werden.

14. April: Alle 9 zeigen Winterdotter in den Ovarien und Ephippiumbildung; ein Ephippium ist bereits abgelegt.

Versuch 8. Moina rectirostris.

21. Juni: 12 neugeborene Weibchen (von einer Mutter) werden zusammen aufgezogen.

26. Juni: 6 Weibchen tragen in je einem Ovarium ziegelrothen Winterdotter, die 6 anderen tragen im Brutraum je 4—5 Embryonen.

29. Juni: 6 leere Ephippien abgelegt; Winterdotter noch in den Ovarien.

Versuch 9. Moina paradoxa nov. spec.

12. Juni: 36 neugeborene Weibchen (von 3 Müttern) werden zusammen aufgezogen.

17. Juni: 15 Weibchen tragen Sommereier oder Embryonen im Brutraum, 21 befinden sich in Wintereibildung, zeigen entweder weisslichgelben (bei durchfallendem Licht schwarzen) Dotter in beiden Ovarien und noch keine Ephippiumbildung, oder das Ephippium mehr oder weniger ausgebildet, oder das Winterei ist bereits in das Ephippium eingetreten.

Ich bemerke zu diesen und den übrigen Versuchen mit Moina-Arten, dass hier eine Verwechselung der Geschlechter bei neugeborenen Thieren selbst für einen nachlässigen Beobachter kaum möglich wäre. Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen auf den ersten Blick durch ihre enormen Fühler, die zwar bei Neugeborenen noch nicht den Kranz von Krallen tragen, den sie später erhalten, aber schon allein durch ihre Grösse von denen der Weibchen auffallend abweichen.

Ebenso ist an eine Verwechslung von Sommer- und Wintereiern nicht zu denken, da die beiden Eiarten in Farbe und Beschaffenheit des Dotters ungemein verschieden sind. Bei Rectirostris ist der Sommerdotter durchsichtig und hellblau, während der Winterdotter völlig undurch-



Digitized by Google

sichtig und bei auffallendem Licht kreideweiss, rosaroth oder lebhaft ziegelroth aussieht, bei durchfallendem Licht aber schwarz. LEYDIG bezeichnet den Winterdotter als »ockergelb oder gelbröthlich«, es scheinen also mannigfache Schattirungen der Farbe vorzukommen, wie man das übrigens auch beim Sommerdotter mehrerer Daphnia-Arten beobachten kann, so bei D. Pulex und longispina, bei Simocephalus vetulus und serrulatus u. s. w.

Diese neun Versuche werden genügen, um den einen Fundamentalsatz festzustellen, dass die Entstehung und Ausbildung von Wintereiern im Ovarium, sowie die Bildung eines Ephippiums ganz unabhängig vom Einfluss der Männchen ist. Wer noch weitere Bestätigung derselben verlangen sollte, den verweise ich auf die weiter unten folgenden Versuche, welche alle, indem sie andere Fragen zu lösen suchen, zugleich immer wieder von Neuem diesen ersten Satz bestätigen.

Uebrigens bin ich bemüht gewesen, auch noch von einer anderen Seite her diesen Satz sicher zu stellen. Es wäre ja denkbar gewesen, dass die Anwesenheit von Männchen und der Vollzug der Begattung zwar durchaus nicht unerlässliche Vorbedingung für die Entstehung und Ausbildung von Wintereiern wäre, dass die Begattung aber dennoch die Bildung von Wintereiern fördere, sie bei solchen Weibchen hervorrufe, bei welchen sie sonst nicht eingetreten wäre.

Dies ist nun keineswegs der Fall. Ich habe eine grosse Zahl von Versuchen derart angestellt, dass ich Weibchen, welche in Sommereibildung begriffen waren, mit Männchen zusammenbrachte und dauernd zusammen liess, um zu sehen, ob nun nach einiger Zeit Wintereier erzeugt werden würden. Alle diese Versuche aber hatten einen vollständigen Misserfolg. Nicht selten auch, dass in einer zusammen aufgezogenen, aus beiden Geschlechtern gemischten Brut, die Weibchen von vornherein Sommereier hervorbrachten und auch in den nachfolgenden Trächtigkeitsperioden niemals Wintereier.

Ich setze einen solchen Fall hierher:

### Versuch 10. Moina rectirostris.

28. März: 31 neugeborene Junge ein und derselben Mutter werden zusammen aufgezogen; es sind 27 Männchen und 4 Weibchen.

14. April: Die Männchen alle am Leben und vollkommen reif, die Weibchen mit einer grossen Menge von Embryonen trächtig.

20. April: Die Weibchen zum zweiten Mal mit vielen Embryonen trächtig.

Digitized by Google

3. Mai: Die Weibchen zum vierten Mal trächtig (die dritte Trächtigkeit wurde nicht genau notirt).

Wurden junge, zum ersten Mal Eier und zwar Sommereier hervorbringende Weibchen mit Männchen zusammengebracht, so erfolgte in keinem der zahlreichen Versuche die Bildung von Wintereiern. Der folgende Versuch 11 mag als Muster dienen.

Versuch 11. Daphnia Pulex.

14. März: Ein junges Weibchen mit Sommereiern in den Ovarien wurde mit einem reifen Männchen zusammengebracht.
17. März: Geburt von 4 Jungen (Männchen).
23. März: Zweite Geburt: sieben Weibchen.
28. März: Dritte Geburt: neun Weibchen.
2. April: Vierte Geburt: vier Weibchen und zehn Männchen.
7. April: Fünfte Geburt: sieben Weibchen.
13. April: Sechste Geburt: zwölf Weibchen.

Von etwa dreissig derartigen, mit Daphnia Pulex und Simocephalus Vetulus angestellten Versuchen ist in keinem einzigen Fall Wintereibildung bei dem Mutterthier eingetreten. Dies ist natürlich Zufall. Es hätte sich ebensowohl treffen können, dass eines der zu den Versuchen auserwählten Weibchen später zur Production von Wintereiern übergegangen wäre, wie dies auch bei isolirten Weibchen nach den oben mitgetheilten Versuchen eintreten kann. Dass es aber in so vielen Fällen trotz der Anwesenheit geschlechtsreifer Männchen nie geschah, beweist wohl unwiderleglich, dass diese durchaus von gar keinem Einfluss auf die Art der Eibildung ist.

Unter der Brut solcher mit Männchen zusammengehaltenen Mutterthiere befanden sich öfters einzelne Weibchen, welche Wintereier hervorbrachten, man würde aber sehr irren, wollte man dies in irgend welche Beziehung zu der Anwesenheit eines Männchens bringen. Ich könnte mehr als hundert Fälle anführen, in welchen vollständig isolirte Mütter eine weibliche oder gemischte Brut hervorbrachten, von welcher einzelne oder viele Weibchen sofort Wintereier erzeugten.

Zum Schlusse dieses Abschnittes muss ich noch einer sehr merkwürdigen und auffallenden Thatsache Erwähnung thun, welche zwar einerseits die behauptete Unabhängigkeit der Winterei-Anlage vom männlichen Einfluss aufs Neue darthut, andererseits aber ohne die vorher mitgetheilten Versuche eher dafür sprechen würde, dass die weitere Ausbildung der Eianlage zum wirklichen, fertigen Ei doch von diesem Einfluss abhängig sei. Sie besteht darin, dass bei zahlreichen

Digitized by Google

Weibchen von Daphnia Pulex in ihrer ersten Jugend die Anlage eines Wintereies in jedem Ovarium enthalten ist, dass aber diese Anlage bei den meisten unter ihnen (wenigstens zur Sommerzeit) nicht zu weiterer Ausbildung gelangt, sondern schrumpft und resorbirt wird.

Weibchen, welche unmittelbar nach ihrer Geburt isolirt worden waren, zeigten wenige Tage später schon die Anlage eines Wintereies in jedem Ovarium, leicht kenntlich an der im Abschnitt II beschriebenen dreieckigen Gestalt der Eizelle, sowie bald auch an der Ablagerung feiner Dotterkörnchen. Wie immer befand sich diese Winterkeimgruppe weit hinten im Ovarium über der Basis des fünften Beines, so dass ein Zweifel über ihre Natur durchaus nicht aufkommen konnte. Vor ihr lagen noch zwei oder mehrere Keimgruppen, wie sie zur Bildung der Sommereier dienen, sowie mehr oder minder zahlreiche und verschieden grosse blasige Epithelzellen.

Ich verfolgte nun mehrere dieser isolirt gehaltenen Individuen, hauptsächlich in der Absicht, zu erfahren, was aus den Sommer-Keimgruppen vor der Wintergruppe werden möchte. Da bei der Entwicklung eines Wintereies der grösste Theil des ganzen Ovarium, jedenfalls aber der ganze vordere Theil desselben von der Wintereizelle völlig ausgefüllt wird, so musste entweder eine Verdrängung der Sommerkeimgruppen durch das wachsende Winterei eintreten oder eine Resorption. In der Abhandlung II wurde mitgetheilt, dass bei normalem Verlauf der Winterei-Bildung letzteres thatsächlich eintritt: die Sommer-Keimgruppen functioniren dann als secundäre Nährzellen. Allein aus der Anwesenheit einer Winterei-Anlage folgt noch keineswegs, dass dieselbe sich auch zum Ei ausbilden werde. Zu meiner Ueberraschung fand ich bei den erwähnten isolirten Thieren schon zwei Tage später die ganze Winter-Keimgruppe verschwunden, die ursprünglich vor dieser gelegenen Sommerkeimgruppen dagegen bedeutend gewachsen, mit Ablagerung von Sommerdotter in der Eizelle und in voller Entwicklung zu Sommereiern. Einige Tage später trug das Thier in der That eine Anzahl Sommereier im Brutraum. So verhielt es sich nicht nur bei einem Weibchen, sondern bei allen, welche ich in diesen Tagen (Ende Juli) darauf untersuchte und isolirt verfolgte. Bei allen zeigte sich zuerst eine Winter-Keimgruppe, deren Zellen bedeutend an Grösse die der davor liegenden Sommer-Keimgruppen übertraf, bei allen aber entwickelte sich die Wintereizelle nur bis zu einem bestimmten Stadium, bis zur Umlagerung des Kernes mit dunklen, feinen Dotterkörnchen, dann aber trat Rückbildung ein, und nach sehr kurzer Zeit war nichts mehr von der Winter-Keimgruppe zu sehen.

Digitized by Google

Dabei war die Anzahl der vor dieser gelegenen und zu Sommereiern werdenden Keimgruppen ziemlich verschieden, zwei, drei aber auch fünf oder sechs.

Für die Fragen, welche an dieser Stelle behandelt werden, besitzt diese Thatsache vor Allem dadurch Bedeutung, dass sie die spontane Entstehung des Wintereikeimes beweist, denn meine Weibchen waren von der Geburt an isolirt, also auch von jedem Männchen getrennt gewesen. Wie ist es aber aufzufassen, dass die meisten dieser Wintereikeime wieder zu Grunde gehen?

Hier muss ich einschalten, dass ich nicht der Erste bin, der die Thatsache beobachtet und mitgetheilt hat. In der von allen Schriftstellern über Daphniden citirten, jedenfalls ihrem Titel nach sehr bekannten Abhandlung Sir John Lubbock's ist sowohl die Beobachtung selbst, als eine Erklärung derselben enthalten. Merkwürdigerweise hat aber bis jetzt Niemand von diesen Angaben Notiz genommen und auch Lubbock selbst ist nicht wieder auf dieselben zurückgekommen. Dennoch beruhen dieselben keineswegs auf Irrthum, sondern sind wenigstens in dem Hauptpuncte vollkommen richtig.

Lubbock fand, dass unter 50 Fällen, in welchen er in Zwischenräumen von wenigen Stunden die frühen Stadien der Eientwicklung verfolgte, 43 Mal die Anlage eines Wintereies eintrat, es lagerten sich »braune Körnchen um das Keimbläschen« herum ab, um bei den meisten Individuen nach kurzer Zeit wieder zu verschwinden. Unter 70 Fällen, in welchen Lubbock die weitere Entwicklung der Winterei-Anlage verfolgte, verschwand »diese Ansammlung von Körnchen wieder« bei 67, nur bei Dreien bildete sich ein Winterei vollständig aus.

Wenn dieser ausgezeichnete Forscher meint, die sieben erwähnten Ausnahmefälle, in denen die Anlage eines Wintereies nicht beobachtet wurde, möchten nur scheinbare Ausnahmen sein und daher rühren, »dass die Thiere nicht zu rechter Zeit untersucht wurden«, so misstraut er mit Unrecht seiner eigenen Beobachtung; es werden in der That durchaus nicht von allen Individuen die frühesten Stadien der Wintereibildung durchlaufen. Auch irrt Lubbock, wenn er die Rückbildung lediglich auf Schwund der bereits ausgeschiedenen Dotterkörnchen beschränkt glaubt; es schwindet vielmehr die ganze Keimgruppe und macht den zusammenrückenden Sommerkeimgruppen Platz.

Der Schluss nun, den Lubbock aus seiner Beobachtung zog, war folgender. Wenn die Eibildung bei allen oder fast allen Individuen mit der Entstehung eines Wintereikeimes beginnt, die völlige Ausbildung dieses Keimes aber nur bei wenigen Individuen zu Stande kommt, bei den übrigen vielmehr Rückbildung eintritt und Sommereier statt des

Digitized by Google

Wintereies gebildet werden, so »muss also gewöhnlich Etwas fehlen, was nöthig ist zu ihrer weiteren Entwicklung und ich wüsste nicht, was dies sein könnte, wenn nicht die Befruchtung«[1]. Lubbock nahm deshalb an, dass die Befruchtung der Wintereier schon in einem sehr frühen Stadium ihrer Entwicklung geschehen müsse und dass, wenn sie zu dieser Zeit ausbleibe, Zerfall der Eianlage die Folge sei.

Wenn nun auch aus den oben mitgetheilten Versuchen hervorgeht, dass dieser Schluss nicht richtig war, so wird man doch nicht verkennen dürfen, dass er zur Zeit von Lubbock's Untersuchungen vollkommen berechtigt erschien, wenn auch natürlich nur als Hypothese. Die Thatsache, dass bei von der Geburt an isolirten Weibchen sich ebensogut Wintereier als Sommereier nicht nur anlegen, sondern auch bis zur vollen Ausbildung entwickeln können und dies nicht nur etwa als Ausnahme, sondern als Regel war dem englischen Forscher noch unbekannt. Aber erst diese Thatsache widerlegt die naheliegende Vermuthung, dass zwar die erste Anlage des Wintereies spontan erfolge, seine Ausbildung zum wirklichen Ei aber nur unter dem Einfluss der Befruchtung erfolgen könne.

## II. Können sich unbefruchtete Wintereier zu Embryonen entwickeln?

Die Frage wäre sehr einfach zu beantworten, wenn es sich bei den Moina-Arten eben so verhielte, wie ich es oben für Daphnia Pulex angab, dass nämlich bei Weibchen, welche einer Begattung nicht theilhaftig geworden sind, die Ephippien stets leer bleiben.

Ich war längere Zeit der Meinung, dass dem wirklich so sei und glaubte den Einfluss der Begattung in erster Instanz darin zu erkennen, dass in Folge derselben der Dotter aus dem Ovarium in das Ephippium übertritt. Zahlreiche Versuche an Moina rectirostris ergaben stets dasselbe Resultat: Weibchen mit Winterei im Ovarium setzten leere Ephippien ab, wenn sie unbegattet blieben, führte ich ihnen aber zu rechter Zeit Männchen zu, so erfolgte der Uebertritt des Eies in den Brutraum und sie setzten Ephippien ab, in deren durchsichtiger hellgelber Loge man schon mit blossem Auge die meist ziegelrothe Eikugel zu erkennen vermochte.

Das Resultat blieb lange Zeit hindurch und in einer so grossen Zahl von Versuchen immer dasselbe, dass ich an meinen Aufzeichnungen aus früherer Zeit, die die Ablage von vollen Ephippien bei unbegatteten Weibchen angaben, irre zu werden anfing, um so mehr, als es

1) a. a. O. p. 88.

Digitized by Google

sich bald zeigte, dass nicht etwa eine Ungleichzeitigkeit in der Entwicklung von Winterei und Ephippium die Ursache des Nichtübertretens sein konnte. Es kam nämlich oft, fast regelmässig vor, dass solche von Männchen abgesperrte Weibchen zwei Mal, ja drei Mal hintereinander leere Ephippien absetzten, während die Ovarien von Winterdotter strotzten.

Ich führe einige der Versuche hier an.

### Versuch 12. Moina rectirostris.

9. März: ein neugeborenes Weibchen wurde isolirt.
19. März: es zeigt in beiden Ovarien die mit kreideweissem Dotter erfüllte spindelförmige Wintereizelle.
22. März: die weisse Dottermasse bedeutend gewachsen, zugleich Ephippiumbildung im Gang.
25. März: Ephippium völlig ausgebildet, seine schwach gelblichen Logen aber noch leer.
28. März: das leere Ephippium ist abgelegt, das Winterei aber noch im Ovarium.

### Versuch 13. Moina rectirostris.

29. April: 8 neugeborne Weibchen (von einer Mutter) werden zusammen aufgezogen.
11. Mai: 7 Weibchen zeigen ziegelrothen Winterdotter in beiden Ovarien; 3 davon tragen leere Ephippien, und 3 leere Ephippien sind bereits abgelegt auf den Boden des Gefässes; 1 Weibchen nur trägt Embryonen und wird entfernt.
17. Mai: 6 weitere leere Ephippien sind abgelegt; nur 3 Weibchen leben noch, alle mit Winterei in einem oder beiden Ovarien.
19. Mai: 2 weitere leere Ephippien abgelegt.

Sonach gingen von 8 Weibchen 7 in die Wintereibildung ein, 3 davon legten einmal ein leeres Ephippium ab, die 4 andern zweimal; bei keinem füllte sich das Ephippium mit einem Ei.

### Versuch 14. Moina rectirostris.

30. April: 20 neugeborne Weibchen (von drei Müttern) werden zusammen aufgezogen.
10. Mai: 5 Weibchen tragen dick von Embryonen geschwellte Brutsäcke, die 15 andern zeigen hell ziegelrothen Winterdotter in den Ovarien und mehr oder minder vorgeschrittene Ephippiumbildung. Die Weibchen mit Embryonen werden entfernt.

Digitized by Google

17. Mai: 17 leere Ephippien abgelegt.
26. Mai: noch 15 leere Ephippien abgelegt, nur noch 4 Weibchen am Leben, bei welchen Winterdotter in beiden, oder nur in einem Ovarium.

In diesem Versuch wurden von 15 Weibchen mit Winterdotter 32 leere Ephippien abgelegt, es müssen also viele zwei, einige aber drei Mal Ephippien producirt haben.

Dass umgekehrt bei Weibchen mit Wintereibildung, welche mit Männchen zusammengebracht werden, in der Regel volle Ephippien abgelegt werden, habe ich ebenfalls durch zahlreiche Versuche stets bestätigt gefunden. Einer derselben mag hier seine Stelle finden:

### Versuch 15. Moina rectirostris.

15. Mai: Eine grössere Zahl junger Männchen und Weibchen werden zusammen aufgezogen.
2. Juni: Viele Wintereier (etwa 40) sind abgelegt, alle ohne Ausnahme mit einem rothen Winterei in der Loge; viele Weibchen tragen Ephippien, die ebenfalls bereits eine Dotterkugel enthalten, andere zeigen den rothen Dotter noch im Ovarium und sind noch in der Bildung eines Ephippiums begriffen. Von diesen letzteren werden 7 herausgenommen und zusammen separirt.
6. Juni: 1 todt, ohne ein Ephippium abgelegt zu haben; 6 leere Ephippien abgelegt.

Dieser Versuch beweist zugleich, oder deutet doch darauf hin, dass die Befruchtung des Wintereies jedenfalls nicht lange vor seinem Eintritt in das Ephippium, vielleicht während oder unmittelbar nach demselben vor sich gehen muss; denn wären die Eier der sieben Weibchen vor ihrer Absperrung von Männchen schon befruchtet gewesen, oder hätten die Weibchen bereits Samen in ihren Körper aufgenommen, der später zur Befruchtung des Eies hätte dienen können, so würde auch bei ihnen ein entwicklungsfähiges Ei in der Loge des Ephippiums zu finden gewesen sein, wie sogleich klar werden wird.

Man würde aber irren, wollte man aus diesen Versuchen den Schluss ziehen, dass unbefruchtete Wintereier niemals in das Ephippium übertreten. In dieser Beziehung verhalten sich die Arten verschieden, und es kann daraus erkannt werden, wie wenig richtig es ist, allgemeine Fragen an einer einzigen Species lösen zu wollen. Bei Moina rectirostris bildet der Uebertritt des Wintereies die Ausnahme, bei Moina paradoxa aber scheint es die Regel zu sein. Hier sah ich in einer langen Reihe von Fällen stets zwei kuglige Win-

Digitized by Google

tereier in das fertige Ephippium eintreten, auch wenn die Weibchen von der Geburt an isolirt gewesen waren. Trotzdem findet eine Entwicklung dieser Eier zum Embryo nicht statt, sondern nach kurzer Zeit — meist schon bevor die Häutung stattgefunden und das Ephippium abgelegt ist — fangen die Dotterkugeln an zu zerfallen; zuerst wird ihr Contour minder scharf, sie lockern sich und schwellen an, und bald erfüllen sie als feinkörnige undurchsichtige Masse den ganzen Hohlraum des Ephippiums. In diesem Zustand werden die Sättel gewöhnlich abgelegt, und lange Zeit, ehe ich die Bedeutung der Erscheinung verstehen lernte, waren mir schon solche Ephippien mit diffus verbreitetem Dotter aufgefallen. Sehr bald nach dem Zerfall der Eier ziehen sich dann die Dotterkörnchen in die feinen Spalten zwischen den beiden Blättern des Schwimmgürtels, während die Logen selbst dann wieder hell und leer werden. Diese letzteren erscheinen dann von einer Zone dunkler, feinkörniger Substanz umgeben, eben des zerfallenen Winterdotters, den man durch Zerreissen des Ephippiums zum Austreten bringen kann.

Das Wesen des ganzen Vorgangs beruht offenbar auf der Unfähigkeit des Eies, sich ohne Zutritt von Samen zum Embryo zu entwickeln. Schon der erste Schritt zu dieser Entwicklung kann vom unbefruchteten Ei nicht geleistet werden: die Bildung der Eischale. Der in Form eines dicklichen Breies in die Loge einströmende Dotter zieht sich zwar zusammen zu einem kugelförmigen Ei, allein er bildet dann keine Dotterhaut auf seiner Oberfläche, er kapselt sich nicht — wie man wohl sagen könnte — ein, sondern bleibt nackt und fällt dann bald in Körnchen auseinander.

Wenn man dieses Verhalten mit dem bei Moina rectirostris und Daphnia Pulex beobachteten zusammenhält, so darf wohl als feststehend und erwiesen angesehen werden, dass bei diesen Arten wenigstens eine Entwicklung des unbefruchteten Wintereies nicht vorkommt.

Ich lasse nun einige der Versuche folgen, auf die sich die eben gegebene Darstellung stützt.

### Versuch 16. Moina paradoxa.

8. Juli: 18 neugeborne Weibchen werden zusammen aufgezogen.

13. Juli: 6 Weibchen tragen Sommereier im Brutraum; sie werden entfernt; 11 befinden sich in Wintereibildung, davon tragen 7 bereits je 2 Dotterkugeln im Ephippium.

Digitized by Google

14. Juli: 7 Weibchen zeigen diffusen, das ganze Ephippium ausfüllenden Dotter; die andern aber scharf umrandete Dotterkugeln im Ephippium; eines von diesen wird isolirt.

15. Juli: Das isolirte Weibchen zeigt jetzt ebenfalls diffusen, das ganze Ephippium erfüllenden Dotter. Die übrigen Weibchen haben 8 Ephippien abgelegt, bei welchen die Logen selbst leer sind, während in den Spalten um sie herum feine, schwarze Körnermasse liegt (diffuser Dotter).

16. Juli: Das isolirte Weibchen todt, Dotter im Ephippium diffus verbreitet. Von den andern sind noch 3 Ephippien abgelegt mit leeren Logen und einem schwärzlichen Rand diffusen Dotters um dieselben herum.

Versuch 17. Moina paradoxa.

11. Juli: 16 neugeborne Weibchen werden zusammen aufgezogen.

14. Juli: 4 Weibchen tragen Embryonen im Brutraum und werden entfernt; die 12 andern zeigen beiderseitig Winterdotter in den Ovarien; eines dieser letzteren wird zusammen mit 2 Männchen in ein besonderes Glas gesetzt.

15. Juli: Das mit Männchen versehene Weibchen trägt 2 Dotterkugeln im Ephippium, die andern 11 Weibchen tragen alle auch Dotter im Ephippium, aber nur theilweise in Kugelform, zum andern Theil aber diffusen Dotter.

18. Juli: Alle Weibchen haben ihre Ephippien abgelegt, nur in dem des isolirten und begatteten Weibchens besitzt der Dotter noch die Kugelform, die übrigen 11 Ephippien zeigen alle leere Logen, enthalten aber in der Umgebung derselben noch diffusen Dotter, der beim Zerreissen ausfliesst.

Alle 11 Weibchen zeigen wiederum in beiden Ovarien gelblichen Winterdotter, reif zum Uebertreten in das beinah fertig ausgebildete neue Ephippium. Ein Weibchen ist todt, die 10 andern werden jetzt mit 8 Männchen zusammengebracht. Schon nach 2 Stunden war bei 4 Weibchen der Dotter ins Ephippium übergetreten. Sie wurden nun von den Männchen getrennt und legten 4 Ephippien ab mit je 2 kugligen, mit einer Dotterhaut versehenen Wintereiern.

20. Juli: Die übrigen 6 Weibchen haben 3 Ephippien mit je 2 oder nur 1 kugligen, mit Dotterhaut versehenen Winterei abgelegt; 3 Weibchen sind todt, doch lässt sich bei dem einen davon fest-

Digitized by Google

stellen, dass auch hier entwicklungsfähige Wintereier gebildet worden waren.

Der letzte Versuch zeigt zugleich, dass von unbegatteten Weibchen zwei Mal hintereinander Wintereier und Ephippien gebildet werden können. Es ist dies sogar die Regel bei Moina paradoxa, bei welcher — soweit meine Beobachtungen reichen — stets das Ei aus dem Ovarium in das Ephippium übertritt und dadurch Raum für Bildung eines neuen Wintereies im Ovarium schafft. Ich konnte mehrmals sogar dreimalige successive Bildung von Wintereiern beobachten und einige Mal sogar viermalige. Sobald aber nicht Begattung dazwischen tritt, löst sich jedes Ei nach seinem Uebertritt in das Ephippium wieder auf.

Versuch 18. Moina paradoxa.

18. Februar: Ein neugebornes Weibchen wird isolirt.
5. März: Ein Ephippium mit 2 kreideweissen kugligen Wintereiern gebildet.
7. März: Ephippium mit kreideweissem [diffusem? [1])] Dotter abgelegt.
10. März: Ein zweites Ephippium mit 2 Dotterkugeln gebildet.
11. März: Das zweite Ephippium mit (diffusem?) Dotter abgelegt.
15. März: Ein drittes Ephippium mit Dotterinhalt gebildet.
16. März: Dasselbe abgelegt.
18. März: Thier sterbend; in beiden Ovarien ein viertes Winterei.

Was in allen solchen Fällen aus dem zerfallenen Dotter wird, ist leicht zu errathen. Infusorien und Räderthiere, die man um jede abgestorbene Daphnide in Schaaren versammelt sieht, werden auch ihn als willkommene Beute betrachten. Nicht so einfach lässt sich das weitere Schicksal des Wintereies bei solchen Arten feststellen, bei welchen dasselbe im Ovarium liegen bleibt, falls Begattung nicht eintritt.

Meine Beobachtungen beziehen sich in dieser Hinsicht ausschliesslich auf Moina rectirostris. Bei dieser Art bleibt das einmal gebildete, aber nicht befruchtete Winterei lange Zeit hindurch im Ovarium liegen, und während dieser Zeit bilden sich ein, zwei oder selbst drei Ephippien nacheinander und werden leer abgelegt, wie ich dies

1) Zur Zeit, als dieser Versuch angestellt wurde, war es mir noch unbekannt, dass unbefruchtete Eier sich im Ephippium wieder auflösen; deshalb findet sich in meinem Tagebuch keine Notiz über die Beschaffenheit des Dotters im abgelegten Ephippium.

Digitized by Google

oben durch Versuche belegt habe. Aber nur so lange kommt es zur Bildung neuer Ephippien, als das Winterei noch intact ist. Nach einiger Zeit zerfällt dasselbe im Ovarium, und sobald dies geschieht, hört die Bildung neuer Ephippien auf. Daraus muss geschlossen werden, dass die Anwesenheit eines Wintereies im Ovarium der Reiz ist, welcher den Organismus zur Sattelbildung veranlasst.

Jurine sah also ganz richtig, wenn er angab, dass die wiederholte Bildung von Sätteln in Zusammenhang stehe mit der Anwesenheit jener »grünen Substanz«, er irrte nur darin, dass er glaubte, diese »matière verte« trete in den Brutraum und bilde dort das Ephippium, und bilde so lange von Neuem Ephippien, als eben noch ein genügender Rest von ihr unverbraucht im Ovarium bleibe.

So direct ist der Zusammenhang zwischen der grünen Substanz — dem Winterei — und der Entstehung von Ephippien nicht, er ist vielmehr durchaus indirect und kann nur auf einem für uns noch völlig dunklen Zusammenhang der Nervenbahnen beruhen, auf reflectorischer Uebertragung eines Nervenreizes vom Ovarium auf die Hypodermis des Schalenrückens. Dass dieser Reiz nur durch Füllung des Ovarium mit einem Winterei, niemals durch die oft ebenso starke Ausdehnung mit Sommereiern ausgelöst wird, ist zwar Thatsache, liegt aber auch für jetzt noch jenseits unseres Verständnissvermögens. Niemand hat noch je beobachtet, dass Sommereier in ein Ephippium entleert worden wären, und auch das Umgekehrte gehört zu den grössten Seltenheiten, dass nämlich trotz dem Heranreifen eines Wintereies kein Ephippium gebildet wird. Ich habe es nur ein einziges Mal beobachtet, und in diesem Fall wurde das Winterei frei ins Wasser entleert.

Das Zerfallen des der Befruchtung harrenden Eies im Ovarium lässt sich bei Moina rectirostris direct verfolgen. Zuerst verändert sich die Gestalt des Eies. Während es vorher eine compacte Masse darstellte (Fig. 16), fängt es jetzt an, in mehrere grosse Stücke zu zerfallen. Es entstehen Lücken zwischen diesen grossen, mehr oder weniger kugligen, dunkel braunroth gefärbten, feinkörnigen Dotterballen, die wieder theilweise mit kleineren und kleinsten Dotterbrocken und -Körnchen ausgefüllt sind (*WD*). Während dies geschieht, schieben sich zugleich vom hintern Theil des Eierstocks neue Eizellen vor mitten in die Trümmer des Winterdotters hinein (*Sz*), und bald erkennt man dieselben als helle, noch farblose Zellen, welche dann rasch heranwachsen, einen sparsamen, durchscheinenden blauen Dotter in sich bilden — kurz sich zu Sommereiern entwickeln. Ehe noch der Winterdotter vollständig resorbirt ist, sind diese schon fertig und treten

Digitized by Google

den Brutraum über, der inzwischen zu ihrem Empfang durch Bildung nes Nährbodens hergerichtet worden ist. Nicht selten reissen sie beim bertreten Theile des aufgelösten Winterdotters mit in den Brutraum nüber. Nichts kann wohl schlagender die Unfähigkeit der Wintereier, ch ohne Befruchtung zum Embryo zu entwickeln, beweisen, als diese sorption des Dotters zu Gunsten der gleichzeitig entstehenden, einer rthenogenetischen Entwicklung fähigen Sommereier.

Bei Moina rectirostris enthält das Ephippium nur eine Loge, gattete Weibchen legen in ihren Ephippien nur ein Ei ab, und so ird auch in der grossen Mehrzahl der Fälle nur in einem Ovarium n Winterei ausgebildet. Die Erzeugung von Sommereiern findet dagen gleichmässig in beiden Ovarien statt, aus beiden treten — wie es wohl bei allen Daphniden die Regel ist — nahezu gleichviel mmereier gleichzeitig in den Brutraum, oft in sehr grosser Anzahl, d füllen denselben meist vollständig aus.

Dies erleidet eine Ausnahme, wenn Wintereibildung vorausging, ne dass Begattung eintrat. Die beiden Ovarien fahren dann noch eine it lang fort, asynchronisch zu functioniren, und ich habe öfters beobhtet, wie im rechten Ovarium zerfallender Winterdotter lag, die rechte lfte der Bruthöhle leer war, während in die linke bereits eine Anzahl mmereier eingetreten waren.

## Zusammenfassung.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen darf wohl als sicher der Satz geleitet werden, dass in der That — wie man es bisher angenommen tte — die Vermehrungsweise durch Wintereier bei den Daphniden e rein geschlechtliche Fortpflanzung ist. Wintereier twickeln sich nur dann zum neuen Thier, wenn sie efruchtet sind.

Dagegen ist die Entstehung derselben gänzlich unabhängig vom ännlichen Einfluss, und das häufig so auffallende, gleichzeitige Aufeten von Männchen und von wintereibildenden Weibchen muss auf nem gemeinsamen, noch unbekannten Grunde beruhen. Nicht nur lden sich Wintereier bei von Männchen abgesperrten Weibchen ebenso t aus, als bei solchen, welche mit Männchen zusammen aufwuchsen, ndern es findet auch nicht die geringste Beförderung der Wintereildung durch die Anwesenheit von Männchen statt.

Der männliche Einfluss beginnt erst mit der Befruchtung des Eies. nbefruchtete Eier zerfallen bei einigen Arten schon im Ovarium, nachem sie zu voller Grösse ausgebildet waren und das Keimbläschen be-

Digitized by Google

reits geschwunden ist, bei andern Arten erst nach dem Uebertritt in den Brutraum.

Die Vorbereitung und Ausrüstung dieses Raumes zum Empfang der Eier, wie sie bei einem Theile der Unterfamilie der Daphninae durchweg vorkommt, die Umbildung der Schale zum Ephippium, hängt offenbar mit dem Vorgang der Wintereibildung aufs Genaueste zusammen, so zwar, dass die Anwesenheit eines Wintereies im Ovarium den Anstoss zur Bildung eines Ephippiums giebt.

---

Digitized by Google

## Erklärung der Abbildungen.

### Durchgehende Bezeichnungen.

*A*, After,
*At*[1], vordere Antenne,
*At*[2], hintere Antenne,
*Br*, Brutraum,
*BS*, Binnenraum der Schale,
*C*, Kopf,
*Ch*, Chitinschicht,
*Dp*, Deutoplasma (Dotter),
*D*, Darm,
*Ep*, Epithel,
*Eiz*, Eizelle,
*Eib*, Eibehälter,
*F*, Fetttropfen,
*Fk*, Fettkörper,
*H*, Herz,
*Hyp*, Hypodermis,
*K*, Kern,
*Kgr*, Keimgruppe,
*Kl*, Keimlager,
*Kst*, Keimstock,
*M*, Muskel,
*Mg*, Magen,
*Nb*, Nährboden,
*NB*, Nährballen,
*Ngr*, Nährgruppe,
*Nz*, Nährzelle,
*Od*, Oviduct,
*Öl*, Oeltropfen,
*Os*, Ovarialscheide,
*Pp*, Protoplasma,
*R*, Rücken,
*Rs*, Receptaculum seminis,
*RS*, Rücken-Sinus,
*Sb*, Schwanzborsten,
*S*, Schale,
*SR*, Schalenrand,
*SW*, Schalenwurzel,
*Sp*, Suspensorien des Herzens,
*SRs*, Septum Receptaculi seminis,
*Vf*, Verschlussfalte.
*Vl*, Verschlussleiste,
*Vv*, Vulva,
*Weigr*, Wintereigruppe,
*Weiz*, Wintereizelle.

---

Alle Figuren, bei denen nicht das Gegentheil ausdrücklich angegeben ist, sind nach dem lebenden Thier gezeichnet; alle sind mittelst des Zeichnungsapparates entworfen und bei gleicher Vergrösserung direct vergleichbar.

### Tafel VII.

Fig. 1*A*. Sida crystallina. Rechtes Ovarium. *Kl*, Keimlager, *Kst*, Keimstock, eine Grenze zwischen beiden ist nicht scharf zu erkennen, doch ist anzunehmen, dass schon bei *Kgr'* Keimgruppen gebildet sind, wenn ihre Grenzlinien auch noch nicht hervortreten. *Nk*, Nährkammer im Stadium der Rückbildung, *F*, Fetttropfen. Es folgen dann noch zwei grosse Eibildende Keimgruppen (*Kgr*), deren Eizelle (*Eiz*) bereits Deutoplasma-Elemente enthält, Dotterkugeln und grosse



Digitized by Google

Oeltropfen, letztere für das Sommerei characteristisch. Der Zellkern ist durch den Dotter stark bedeckt (*n*), tritt aber bei tiefer Einstellung klar hervor (*n'*); *Nz 1, 2* u. *3*, die Nährzellen der beiden Eigruppen. *Rs*, der als Receptaculum seminis gedeutete Abschnitt, hier gänzlich leer; *Od*, Oviduct. *Fk*, Fettkörperlappen, welche einen Anhang des Ovariums simuliren und von älteren Beobachtern auch so aufgefasst worden sind.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 1 *B*. Aus dem Ovarium einer jungen Sida; eine Keimgruppe, in welcher die Dotterablagerung noch nicht begonnen hat. Die grossen, blasenförmigen Kerne zeigen hier einen sehr unregelmässig in feine Ausläufer ausgezogenen Kernkörper, der langsam seine Form änderte, wie auch die in seinem Innern liegende Vacuole.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 2. Aus dem Ovarium einer jungen Sida zur Zeit der ausschliesslichen Wintereibildung (29. October). Nur die erste Keimgruppe ist gezeichnet, in deren Eizelle soeben die ersten Dotterkörnchen (*D*) aufgetreten sind. *Nk*, wahrscheinlich eine im Stadium der Rückbildung begriffene Nährkammer (die Zeichnung stammt aus früherer Zeit, als mir die Bedeutung der Nährkammern noch unbekannt war).

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 3. Vorgeschrittene Wintereibildung bei Sida. Nur die letzte Keimgruppe ist vollständig gezeichnet. In der Eizelle fehlen die grossen dunkeln Oeltropfen der Sommereier, Protoplasma der Nährzellen von feinen Körnchen durchsetzt (abortiven Dotterkörnchen). Ein glasiger Schleim (*gS*) spannt sich quer durch das Lumen des Receptaculum (*Rs*).

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 4. Winterei von Sida crystallina. *A*, Frisch gelegtes Ei.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

*B*, Stück eines Eies, welches bereits ein bis zwei Tage im Wasser gelegen hatte. *S*, Schale, *Pp*, Protoplasmaschicht, in welche spärliche Deutoplasmakörnchen eingetreten sind, *Dp*, Deutoplasma; optischer Querschnitt.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 5. Daphnella brachyura. A, Rückenansicht des ganzen Thieres. In der Mittellinie erblickt man den Darm (*D*), zu beiden Seiten desselben die Ovarien, welche bis auf das hornförmig gekrümmte Keimlager (*Kl*), welches nur rechts ganz sichtbar ist, von einer einzigen Keimgruppe ausgefüllt ist, deren Eizelle (*Eiz*) bereits die characteristischen Theile des Sommereies erkennen lässt; die drei Nährzellen (*Nz 1, 2* u. *3*) sind rechts alle sichtbar, links nur die dritte. *Od*, Oviduct.

$At^2$, Ruderantennen, *Sb*, Schwanzborsten, *S*, Schale des Thieres.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 5 *B*. Hinteres Ende des linken Eierstocks von demselben Thier. Das Ei hat sich etwas von der Ovarialscheide (*Os*) zurückgezogen und man erkennt die protoplasmatische Rinde (*Pp*) und das deutoplasmatische (*Dp*) Innere der Eizelle, von der hier nur der hinterste Zipfel dargestellt ist; *Od*, Oviduct, $Nz^3$, dritte Nährzelle.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Digitized by Google

...Daphnella brachyura. Wintereibildung. A. Das Thier ...n gesehen (Kopf weggelassen). D, Darm, zu dessen Seiten das Ovarium, ...m Begriff ist, jederseits ein Winterei in den Brutraum zu entleeren. Das... von wurstförmiger Gestalt und liegt mit seinem längeren oberen Schenkel ...reits im Brutraum, während der kürzere untere Schenkel (uh) noch im Ova..., respective im Oviduct sich befindet. Dass das ganze Ovarium sammt diesem ... des Eies viel tiefer liegt, als der in den Brutraum bereits eingetretene Theil ...Eies liess sich in der Zeichnung nur sehr andeutungsweise durch mattere Fär...g der tieferen Theile andeuten, in Wahrheit macht das austretende Ei eine ...kreisförmige Figur. In beiden Ovarien erkennt man dicht hinter dem Keim...r (Kl) die junge Keimgruppe (Kgr), welche zunächst in den Eibehälter vor...en wird.

Fig. 6 B, C u. D. Das eine der in den Brutraum übergetretenen Eier in ver...edenen Contractionszuständen; bei D hatte bereits die Erhärtung der Rinde zu ...r Anfangs sehr feinen Cuticula, der Dotterhaut, begonnen.
Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 7. Daphnella brachyura, Wintereibildung.
A, Seitenansicht des ganzen Thieres. Das ganze Ovarium ist von ...nem einzigen Winterei (Wei) dermassen ausgedehnt, dass es sich in alle ...chten der Leibeshöhle hineingedrängt und sogar Fortsätze in die Kiemenanhänge ... Füsse (K), und zwei, scheinbar von der Hauptmasse des Dotters getrennte ...tterballen (Db) in den Kopf gesandt hat; $at^1$ u. $at^2$, die Antennen, M, Muskeln ...r Ruderantenne, Mg, Magen, H, Herz, B, Brutraum, D, Darm, Sb, Schwanz...sten.
Vergrösserung Hartnack 3/IV.
B. Einer der Kiemenanhänge der Füsse mit dem Fortsatz des Ovariums im ...nern. Ch, Chitinskelet, Hyp, Hypodermis, Ovs, Ovarialscheide, von welcher sich ... Ei etwas zurückgezogen hat durch Platzen derselben an einer andern Stelle; ...d, Wintereidotter.
Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 8. Daphnella brachyura.
A, Winterei in Schalenbildung begriffen, der Dotter zieht sich von der Peri...erie zurück und lässt eine Protoplasmarinde frei, welche hier noch in Gestalt ...trennter heller Flecke erscheint.
B, Sommerei.
Beide Figuren sind zwar bei derselben Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 7A, ...er in kleinerem Maassstabe.

Fig. 9. Lynceus (Camptocercus) macrurus. Zwei Wintereier im Brut...raum, die die helle Protoplasmarinde zeigen, von welcher die Bildung der Schale ...sgeht. Bezeichnungen wie bei Fig. 7.
Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 10. Lynceus (Eurycercus) lamellatus. Wintereier, die in ...r Schale der Mutter abgelegt sind. Loupenvergrösserung.

Fig. 11 A. Lynceus (Pleuroxus) trigonellus. Ein Winterei aus dem ...utraum. S, Schale, P, protoplasmatische Rinde, von Dotterkörnchen durchsetzt, ...D, feinkörniges Deutoplasma des Eies.
Vergrösserung Hartnack 3/VII.



Digitized by Google

Fig. 11 *B*. Lynceus (Pleuroxus) trigonellus. Ein in der abgestreiften Schalenhaut abgelegtes Winterei.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 12. Daphnia Pulex. Eine Wintereigruppe zur Zeit der beginnenden Dotterabscheidung. *Kl*, Ort des Keimlagers (hinteres Ende des Ovarium), *Weiz*, die langgestreckte, fast dreieckige Wintereizelle, *Nz 1, 2* u. *3*, die drei Nährzellen. Die Nucleoli der Kerne sind scheinbar ohne Vacuolen, das Thier war nicht durchsichtig genug, um sie an dieser Stelle zu erkennen, in den weiter vorn gelegenen Keimgruppen der Sommereier (*Kgr*), welche als secundäre Nährzellen des Wintereies functioniren, waren sie in der gewöhnlichen Weise vorhanden, dagegen liessen sich die Zellgrenzen nicht erkennen, die, um nicht zu schematisiren, auch nicht eingetragen wurden.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 13. Daphnia Pulex. Linkes Ovarium, aus welchem vor Kurzem ein Sommerei in den Brutraum übergetreten war. Die Epithelzellen (*Ep*) sind zu mächtigen Blasen angeschwollen, zwischen welchen vom Keimlager (*Kl*) her vorgeschoben fünf verschieden grosse Keimgruppen (*Kgr*) liegen. Zwei andere (*Kgr'*) stossen noch an das Keimlager an.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

## Tafel VIII.

Fig. 14. Moina rectirostris, Sommereibildung. Mittlerer Theil des Thieres mit dem Herzen (*H*), Darm (*D*), Brutraum (*B*), welch letzterer an seinem Boden den Beginn der »Nährboden-Bildung« aufweist (*Nb*). Nach hinten ist der Brutraum geschlossen durch die auch bei dieser Gattung nicht fehlende Verschlussfalte (*Vf*). Auf dem Darm sieht man den vordern Theil des Eierstocks mit der Ovarialscheide (*Os*), dem blasigen Epithel (*Ep*) und einer einzigen Keimgruppe, deren tiefer liegende Eizelle (*Seiz*) bereits feine und sparsame Dottertröpfchen aufweist. Die drei Nährzellen (*Nz 1, 2* u. *3*), wie die Eizelle selbst, zeigen multinucleoläre Kerne.

Die Abbildung erläutert zugleich einen Theil des Blutkreislaufes, nämlich die Doppelströmung über dem Darm, welche durch eine (passiv) pulsirende, schon öfters gesehene Membran (*pm*) geschieden wird. Der ventrale, absteigende Strom führt das Blut dem Darm entlang nach hinten, der dorsale, aufsteigende dagegen fliesst in umgekehrter Richtung unmittelbar über jenem hin, um das Blut dem Herzen wieder zuzuführen. Auch die im Binnenraum der Schale (*BS*) und zwar in der Mittellinie des Körpers nach vorn ziehende Strömung ist durch Pfeile angedeutet. Nur bei jungen Thieren ist die pulsirende Membran so frei von Fettzellen. Da es bei Moina von besonderer Wichtigkeit war, den Nachweis zu führen, dass auch hier nur eine von je vier Zellen zum Ei wird, so bemerke ich, dass das hier abgebildete Weibchen zwei Tage später wirklich nur zwei Embryonen im Brutraum trug, entsprechend der einen in jedem Ovarium beobachteten Keimgruppe.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 15. Moina rectirostris. Linkes Ovarium eines Weibchens, welches [de]n Tag vorher zahlreiche Junge geboren hatte und in dessen Brutraum darauf [wie]der von Neuem Sommereier eingetreten waren. Der grösste Theil des Ovariums

Digitized by Google

ist mit blasigen Epithelzellen (*Ep*) erfüllt. *Kl*, Keimlager. Nur am unteren Rande des Organs ziehen sich Keimzellengruppen (*Kgr*) hin, deren Abgrenzung gegeneinander übrigens ohne Kenntniss der späteren Zustände kaum erkennbar wäre.

*Od*, ein Fortsatz der Ovarialscheide, wahrscheinlich der Oviduct.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 16. Moina rectirostris. Ein Weibchen, dessen fertig ausgebildetes Winterei in Folge ausgebliebener Begattung im Ovarium zerfallen ist und welches nun zur Bildung von Sommereiern übergeht. *C*, Anfang des Kopfes, *H*, Herz, *B*, Brutraum, *S*, Schale, *Nb*, der sich zur Aufnahme von Sommereiern ausbildende Nährboden. *D*, Darm, $K^4$ u. $K^5$, Kiemenanhang des vierten und fünften Fusses. *Ov*, Ovarium, in dem grosse und kleine Dotterballen des zerfallenen Wintereies (in Natur braunroth) zu sehen sind, zwischen ihnen aber auch schon einzelne Keimzellen für die Sommereibildung (*Sz*).

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 17. Moina rectirostris. Ein Weibchen mit nahezu ausgebildetem Winterei (*Wei*) im linken Ovarium. Durch den in Natur lebhaft ziegelrothen Dotter schimmert noch der Zellkern hindurch (*K*), das Thier ist mit stark abwärts gekrümmtem Hinterleib dargestellt, um einerseits die Verschlussfalte des Brutraumes (*Vf*) zu zeigen, welche auch schon während der Wintereibildung vorhanden ist, andererseits die völlige Abwesenheit jeder Spur eines Nährbodens. Ephippium (*Eph*) vollständig ausgebildet, *Schg*, sein Schwimmgürtel, *L*, seine einfache Loge zur Aufnahme des Eies.

*G*, Gehirn, *Oe*, Oesophagus, *A*, After, *md*, Mandibel, *lbr*, Oberlippe; Füsse und Ruderantennen sind weggelassen.

Vergrösserung Hartnack 1/IV.

Fig. 18. Moina rectirostris. Nährboden (*Nb*) in mittlerer Stärke entwickelt (das Thier trug nur zwei Embryonen, welche in der Zeichnung weggelassen wurden). Der Nährboden ist so dargestellt, als ob aus seinem hinteren Theil ein Stück herausgeschnitten wäre, so dass man an dieser Stelle den Querschnitt des Organs mit den Arkaden der Hypodermis erkennt, während sonst die äussere Oberfläche sichtbar ist mit den von oben gesehenen Ansatzstellen der Pfeiler an die Chitinhaut. *Nb'*, *Nb'*, der ventrale Rand des Nährbodens. *H*, Herz, *pm*, pulsirende Membran, welche durch den ganzen Nährboden hindurch zu erkennen ist, *Vf*, Verschlussfalte des Brutraumes (*B*), an der Flanke des Thieres bis weit nach vorn hinziehend (*Vf'*), *BS*, Binnenraum der Schale, *M*, *M'*, Muskeln der Rückenwand, *SR*, Schalenrand, *Oe*, Oesophagus, *D*, Darm, *A*, After, *C*, hinterer Theil des Kopfes.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 19. Moina rectirostris. Rechtes Ovarium eines jungen Thieres mit Winterei-Anlage. *Kl*, Keimlager (Hinterende des Ovarium), *sec Nz*, secundäre Nährzellen, welche den ganzen vorderen Theil des Ovariums einnehmen, und zwar so, dass eine Gruppenbildung nicht zu erkennen ist. Die Wintereizelle (*WEiz*) zeigt den Kern nur als hellen Fleck durchschimmernd durch die feinen Deutoplasmakörner; äusserer Rand (oder vielmehr Fläche) der Zelle wellig; die drei Nährzellen (*Nz 1—3*) zeigen multinucleoläre Kerne, sowie kleine unregelmässige Gruppen von abortiven Dotterkörnern.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Digitized by Google

Fig. 20. Moina rectirostris. Linkes Ovarium in Sommereibildung. *Kl*, Keimlager, davor junge Keimzellen, dann etwas ältere, zuletzt 12 gleichaltrige (es sind nur 11 gezeichnet) Keimzellen, alle mit multinucleolären Kernen. Diese 12 Zellen lassen durch ihre Anordnung nicht erkennen, dass sie drei Keimgruppen bilden und nur drei Eier liefern werden; dasselbe Weibchen trug aber zwei Tage später drei Sommereier in der linken Hälfte des Brutraumes.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 21. Macrothrix rosea. Rechtes Ovarium mit zwei (Sommerei-) Keimgruppen. *Ep*, blasige Epithelzelle, welche zwischen den Keimgruppen eingeklemmt liegt, *Eiz*, Eizelle, in der feine Dotterkörner begonnen haben sich abzuscheiden; eben solche, wenn auch weniger zahlreich, bemerkt man in mehreren der Nährzellen (*Nz*).

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 22. Macrothrix rosea. Eine einzelne Sommerei-Keimgruppe, in deren Eizelle die Dotterbildung weiter vorgeschritten ist, während in allen drei Nährzellen ziemlich regelmässig vertheilt kleine Gruppen feiner Dotterkörnchen liegen. Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 23. Bythotrephes. Ein zum ersten Mal trächtiges junges Weibchen, Brutsack (*B*) mit Nährboden (*Nb*) und Herz (*H*). Letzteres in dem Rückensinus gelegen (*RS*). Der Nährboden wurde einmal im optischen Querschnitt gezeichnet (*Nb'''*), dann aber auch die abgewandte concave Fläche des Nährgewölbes hinzugefügt, auf welcher man die grossen sechseckigen Drüsenzellen erkennt (*Nb*). *RNb*, Rand des Nährbodens, *Nb'* u. *Nb''*, obere und untere Anschwellung der Nährbodenzellen. *S*, Schale, *Sw*, Schalenwurzel (Anfang der Schalenduplicatur), *iS*, inneres, *aeS*, äusseres Blatt der Schale. *Embr*, die im Brutraum liegenden Embryonen (im optischen Querschnitt gezeichnet), *SR*, Schalenrand, nur von der an dieser Stelle verdickten Hypodermis gebildet, während die Chitinhaut ohne Unterbrechung darüber hinläuft und continuirlich in die Haut des Rückens übergeht.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 24. Bythotrephes. Zum ersten Mal trächtiges Weibchen mit vier Eiern im Brutraum (nur zwei gezeichnet), welche bereits Embryonalzellen erkennen lassen; das eine Ei ist in Oberflächenansicht, das andere im optischen Querschnitt dargestellt. Brutraum wie Eier noch ungemein klein (man vergleiche das Herz (*H*) und das noch theilweise in Contouren mit angegebene Auge (*Au*) des Thieres!).

*S*, Schale, *B*, Brutraum, *Hyp*, Hypodermis, *Nb*, Nährboden, *D*, Darm, *Km*, Kaumuskel, *K*, Kopf, *Au*, Auge.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

## Tafel IX.

Fig. 25 *A*. Bythotrephes. Brutsack mit zwei Wintereiern, deren Schalenbildung nahezu vollendet ist; nur die gelbe Aussenschicht, das Secret der Drüsenzellen (*Dz*) des früheren Nährbodens, lagert sich als feinkörnige Schicht auf der Eischale ab. An vielen Drüsenzellen hängt aussen ein Klümpchen dieses körnigen Secrets (*kS*) an. *H*, Herz. Die Schale nur im Umriss angegeben.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Digitized by Google

Fig. 25 *B*. Eine der Drüsenzellen mit der aufliegenden Cuticula (= Chitinhaut des Rückens) und dem Häufchen gelben Körnersecrets bei HARTNACK 3/VII.

Fig. 25 *C*. Linkes Ovarium eines jungen zum ersten Mal Sommereier ausbildenden Weibchen von Bythotrephes; von den beiden Keimgruppen (*Kgr*) zeigt die distale in der dritten Zelle bereits kleine blasse Dotterkörnchen (*Dp*). *Kl*, Keimlager; der bei älteren Thieren, besonders bei solchen, die in Wintereibildung begriffen sind, sehr leicht erkennbare Oviduct war hier nicht sichtbar.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 26. Bythotrephes. *A*, Brutsack mit zwei Wintereiern (nur eines gezeichnet), deren Schale noch der gelben Schicht entbehrt. *S*, Schale, deren beide Blätter sehr deutlich sind und einen weiten Binnenraum (*BS*) erkennen lassen; *SW*, Wurzel der Schale, *SR*, Schalenrand, der aber nicht frei, sondern mit dem Rücken verwachsen ist. *Dz*, Drüsenzellen des Nährbodens, welche jedoch nicht einzeln sichtbar waren (am lebenden Thier). *H*, Herz; *Sp*, eines der Suspensorien des Herzens.

Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

*B*. Ein Stück der Schale des Eies im optischen Querschnitt; drei Schichten erkennbar.

Vergrösserung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 27. Bythotrephes. Ein Stück des Nährbodens von einem Thier mit halb ausgebildeten Embryonen.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 28. Polyphemus Oculus. Junges Weibchen nahe vor seiner ersten Trächtigkeit. Das Ovarium (*Ov*) enthält in seinem nach oben gekrümmten, vorderen Ende 16 gleichaltrige Keimzellen, deren Anordnung zu Keimgruppen indessen nicht hervortritt. Der hintere verschmälerte Theil des Ovariums enthält zugleich das Keimlager (*Kl*) und den Oviduct (*Od*), beide übereinanderliegend und letzterer mündet bei *Od'* in den Brutraum. Dieser ist noch vollständig geschlossen (*Br*), die Schale (*Sch*) liegt noch unmittelbar der Haut des Rückens, dem späteren Nährboden (*Nb*) auf, der noch von sehr geringer Dicke erscheint, aber bereits seine Befestigung durch zahlreiche feine Fäden erkennen lässt. Nur der hinterste Abschnitt desselben (*Nb'*) zeigt stärkere Wulstung und strangartige Faltung der Zellenreihen.

*H*, Herz, *pm*, pulsirende Membran, *Sw*, Schalenwurzel, *Sr*, Schalenrand, *x*, drei blasse Kugeln unbekannter Bedeutung in der Leibeshöhle, *F*, Fettkörperlappen, an der Spitze durch feine Fäden an der Haut befestigt; *D*, Darm.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 29. Polyphemus Oculus. Ovarium eines jungen, in Wintereibildung begriffenen Weibchens. Zwei Keimgruppen, deren Eizellen (*Eiz*) bereits mit Dotterkörnchen erfüllt sind. Nährzellen (*Nz 1—3*) nur an der oberen Gruppe alle sichtbar, an der untern ist die dritte versteckt. *Od*, Oviduct mit drüsiger Wandung, in welcher bereits feine Körnchen sich abzulagern begonnen haben. *F*, Fettkörperlappen vor dem Ovarium. Keimlager vom Oviduct verdeckt, der auch einen Theil der Keimgruppen bedeckt.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Digitized by Google

Fig. 30. **Polyphemus Oculus. Weibchen in Wintereibildung.**

Fertig ausgebildete Wintereier im Ovarium (*Ov*), deren dunkler Dotter so zusammengedrängt, dass ihre Anzahl nicht mit Sicherheit zu bestimmen ist. Ueber dem Ovarium liegt der retortenförmig angeschwollene drüsige Oviduct (*Od*, *Od'*), prall gefüllt mit äusserst feinkörnigem Secret zur späteren Bildung der Gallerthülle der Eier. Auch hier ist der Brutraum (*Br*) noch spaltförmig. $At^1$ u. $At^2$, Antennen, *Lbr*, Oberlippe, *Go*, Ganglion opticum, *Osg*, oberes Schlundganglion, *H*, Herz, *A*, After, *S*, Schale, *Sb*, Schwanzborsten.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 31. **Polyphemus Oculus.** Brutraum (*Br*) enthält 4 kuglige, frisch aus dem Ovarium übergetretene Wintereier, noch ohne alle Schale, schwimmend in dem feinkörnigen Secret des Eileiters; *x*, Samenzellen (?), *A*, After, *D*, Darm mit dunkelm, in Natur rothgelbem Inhalt, *Ov*, Ovarium, in welchem bereits wieder zwei Wintereizellen mit Dotter erkennbar, *F*, Fettkörperlappen, *H*, Herz, *Sb*, Schwanzborsten.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 32. **Polyphemus Oculus.** Weibchen, welches acht Embryonen im Brutraum (*Br*) trug. Optischer Durchschnitt des Nährbodens (*Nb*), von dem zugleich noch die innere Fläche der dem Beschauer abgewandten Hälfte eingezeichnet ist. *H*, Herz, *D*, Darm, *A*, After, *Sw*, Schalenwurzel.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 33. **Polyphemus Oculus. Bildung der Gallerthülle der Wintereier.** Die Eier eingebettet in die feinkörnige Masse. Bei *A* ist der Process der Bildung einer körnchenfreien Gallertzone um das Ei herum in Gang; bei *B* ist er abgeschlossen, die Körnchen sind zurückgedrängt und liegen dicht gedrängt ausserhalb dieser Zone; auf der untern Seite von *C* ist der Process der Auflösung der Körnchen bei *a* dargestellt. *Nb*, Nährboden, *H*, Herz; *x*, ein Haufen kugliger Zellen (Samenzellen?).

Die Figur ist insofern nicht genau nach der Natur, als die Bildung der Gallertzone bei allen Eiern ziemlich gleichzeitig voranschreitet.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 34. **Polyphemus Oculus. Schalenbildung der Wintereier.**

*A*. Frisch gelegtes Ei mit fertiger Schale. Unter derselben eine helle Protoplasma-Rinde, von der sich der zu Ballen zusammengedrängte Dotter scharf absetzt.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

*B*. Dasselbe Ei bei 3/VII. Schale doppelt geschichtet, eine sehr feine, innere und eine dickere, äussere Schicht.

*C*. Stück eines noch im Brutraum liegenden Eies. Schale (*S*) noch dünn, Protoplasma-Rinde des Eies (*P*) noch nicht völlig frei von Dotterstreifen.

*D*. Ei mit Gallerthülle (*G*) frisch abgelegt, auf einem noch früheren Stadium der Schalenbildung. Der Dotter hat begonnen, sich von der Schale zurückzuziehen, so dass ziemlich regelmässig gestellte helle Flecken entstanden sind.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

*E*. Dasselbe Ei bei 3/VII Vergrösserung.

*S*, die noch sehr dünne Schale, *P*, Protoplasma-Flecke, *D*, Dotter.

Digitized by Google

Fig. 35. Polyphemus Oculus. Vorderer Theil des Nährhodens von einem mit Embryonen trächtigen Thier. Oberflächen-Ansicht. *Ch*, Chitinhaut des Rückens (Boden der Bruthöhle), ventraler Rand des Nährbodens durch zahlreiche Fäden (*Sp*) an den Seiten des Thieres angeheftet. Zellen meist mit zwei Kernen; *L*, Lücken zwischen den Zellen.
Vergrösserung Hartnack 3/VII.

## Tafel X.

Fig. 36. Trächtiges Weibchen von Moina paradoxa n. sp. Die Decke des Brutraums ist sackförmig ausgedehnt und dieser »Brutsack« ist durch eine mediane Längsfurche oberflächlich in zwei Hälften *Br* u. *Br'* abgetheilt. Die Schale, *S*, soweit sie den Brutsack bildet, sehr dünn und ohne bluthaltigen Binnenraum, nur hinten ist sie am Schalenrand zu einer Verschlussvorrichtung, der Verschlussleiste (*Vl*) sehr bedeutend verdickt. *SR*, Seitentheile des hintern Schalenrandes, *A*, After.
Vergrösserung Hartnack 4/IV.

Fig. 37. Nährboden von Moina paradoxa n. sp. *A*. Im optischen Querschnitt, Osmium-Präparat; nur etwa zwei Drittel der Länge des ganzen Organes sind gezeichnet.
*O*, obere, *U*, untere Fläche des Nährbodens; *Ch*, Chintinlage, *Hyp*, oberes Blatt der Hypodermis, *Hyp'*, unteres Blatt der Hypodermis, *Pf*, Pfeiler, welche die beiden Blätter auseinander halten; *K*, *K*, Kerne der Hypodermis und ihrer Pfeiler, *Bl*, Blutkörperchen; *Hyp''*, die normale, nicht in zwei Blätter auseinander getriebene Hypodermis des Rückens hinter dem Nährboden; *M*, einer der Längsmuskeln des Rückens.
Vergrösserung Hartnack 8/VII.
*B*. Ein kleines Stück des Nährbodens in Oberflächen-Ansicht. Man sieht die Ansatzstellen der Pfeiler im optischen Querschnitt, oft innerhalb derselben einen Kern, *K*, sowie zarte Fortsätze, welche die Pfeiler untereinander verbinden (die Bogen der Arcaden); *Bl*, Blutkörperchen.
Vergrösserung Hartnack 8/VII.

Fig. 38. Verschlussvorrichtung des Brutraums bei Moina paradoxa n. sp. Der hintere, absteigende Theil der Schale (Wandung des Brutsacks) ist im optischen Median-Längsschnitt gezeichnet, ebenso der Kopf eines Embryo (*Embr*) und die Verschlussfalte bei *Vf*; dagegen gehört das Stück des Schalenrandes von *SR* bis *SR'*, sowie die Verschlussfalte bei *Vf'* nicht mehr dem optischen Querschnitt an, sondern der linken Flanke des Thieres.
*iBl* u. *aeBl*, inneres und äusseres Blatt der Schale *S*, dicht aufeinander gepresst und ohne blutführenden Binnenraum; dieser (*BS*) tritt erst in dem dreieckig verdickten Schalenrand auf, in der »Verschlussleiste« der Schale, *Vl*, gegen welche von innen her die Verschlussfalte durch den Kopf des Embryo angepresst wird. *M*, Muskeln des Rückens *R*.
Vergrösserung Hartnack 8/VII.

Figg. 39—45 stellen die Entwickelung des Wintereies bei Moina paradoxa dar; mit Ausnahme von Figg. 39 u. 40 sind sämmtliche Zeichnungen nach ein und demselben Individuum entworfen.

Fig. 39. Rechtes Ovarium eines drei Tage alten Thieres. Die unmittelbar vor dem Keimlager, *Kl*, gelegene Keimgruppe, aus welcher sich das Winterei ent-

Digitized by Google

wickeln wird (*Eigr*), ist jetzt schon aus bedeutend grösseren Zellen zusammengesetzt, als die den ganzen vordern Theil des Ovarium's füllenden Keimgruppen, welche später als »secundäre Nährzellen« (*sec Nz*) functioniren. Eine Gruppirung der Letzteren ist weder jetzt, noch später zu erkennen, wohl aber treten die Grenzen der einzelnen Zellen später deutlich hervor, welche jetzt noch nicht wahrnehmbar, wenn auch gewiss schon vorhanden sind.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 40. Rechtes Ovarium eines vier Tage alten Weibchens. In allen vier Zellen der eibildenden Keimgruppe, *Eigr*, haben sich feine dunkle Körnchen ausgeschieden, die Verläufer der beginnenden Dotterabscheidung.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 41. Linkes Ovarium einer fünf Tage alten Moina. Die eibildende Keimgruppe zeigt jetzt deutliche Zellgrenzen, in allen vier Keimzellen sind feine, dunkle Dotterkörnchen abgeschieden, weit mehr aber in der am ventralen Rande des Eierstocks gelegenen Eizelle (*Eiz*), als in den mehr dorsal gelegenen drei »primären Nährzellen« (*Nz 1, 2* u. *3*). Die gegenseitige Lagerung der vier Zellen zu einander ist übrigens hier nicht ganz die gewöhnliche, in der Regel liegen dieselben vielmehr so, wie in Fig. 19; in diesem Falle wird die Orientirung dadurch erschwert, dass die dritte Nährzelle (*Nz 3*) sich über die zweite hinübergeschoben hat, ihrerseits aber wieder von zwei secundären Nährzellen halb bedeckt wird. *Kl*, Keimlager, *sec Nz*, secundäre Nährzellen, an Zahl noch nicht verringert; doch beginnt jetzt bereits ihr Auflösungsprocess, wie die bei *Ep* sichtbare, blasig aufschwellende Epithelzelle andeutet.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 42. Dasselbe Ovarium desselben Individuums 8 Tage nach dessen Geburt. Die Eizelle (*Eiz*, *Eiz'*, *Eiz''*) bedeutend gewachsen und mit Winterdotter dicht erfüllt, ihre Ränder wellig gekräuselt, ihre Spitze bis *Eiz'''* nach vorn reichend. Auf ihr die drei primären Nährzellen, ebenfalls bedeutend gewachsen (*Nz 1, 2* u. *3*) und in jeder einige Klümpchen dunkler Körnchen (abortive Dotterkörnchen *Dp'*, *Dp'*) um den Kern gelagert. Am dorsalen Rand des Eierstocks mehrere blasige Epithelzellen (*Ep*), in einigen von ihnen secundäre Nährballen (*sec NB*), vom Zerfall einiger der secundären Nährzellen herrührend.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 43. Dasselbe Ovarium desselben Thieres, neun Tage nach dessen Geburt. Die Eizelle nimmt vier Fünftel der ganzen Länge des Ovarium's ein, *Eizk*, Kern der Eizelle nur undeutlich aus der Tiefe durchschimmernd. Die drei primären Nährzellen liegen auf der Eizelle, ihre Umrisse lassen sich nicht erkennen, wohl aber ihre Kerne (*Nzk*). Die secundären Nährzellen sind bis auf einen kleinen Rest verschwunden, auch dieser aber ist in voller Auflösung begriffen und bildet in Gemeinschaft mit den wuchernden Epithelzellen eine »Nährkammer« (*Nk*). Im Innern der Epithelzellen (*Ep*) sieht man zahlreiche »secundäre Nährballen« (*sec NB*), zwischen ihnen aber auch noch einzelne zerfallende Kerne der Nährzellen (*K*).

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 44. Dasselbe Ovarium in demselben Stadium in halber Ventral-Ansicht. Man sieht in der Eizelle (*Eiz*) ihren Kern, und auf ihr ganz hinten das nur wenig in der vorigen Figur vorragende Keimlager (*Kl*), dann die

Digitized by Google

drei primären Nährzellen (deren Kerne nicht erkennbar waren in dieser Lage) und ganz vorn den Rest der secundären Nährzellen, die »Nährkammer« (*Nk*), in deren Centrum man als dunkleren Schatten die noch nicht in die umgebenden Epithelzellen eingewanderten Reste der secundären Nährzellen wahrnimmt, den sog. »primären Nährballen« (*prim NB*). Die Grenzlinien zwischen den einzelnen Nährzellen sind nicht erkennbar bei der schwachen Vergrösserung und schrägen Lage des Thiers, nur bei *z* sieht man, dass die Eizelle sich zwischen die Nährzellen hineingedrängt hat.

Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 45. Dasselbe Ovarium desselben Thieres, ebenfalls in halber Ventral-Ansicht, zehn Tage nach dessen Geburt. Die Eizelle nimmt die ganze Länge des Ovariums ein, keine Spur secundärer Nährzellen ist mehr sichtbar und auch die primären Nährzellen fangen jetzt an zu schwinden.

Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 46. Eurycercus (Lynceus) lamellatus. Optischer Querschnitt der Schale über dem Brutraum. *Ch*, äussere, dicke, *Ch'*, innere, sehr dünne Chitinlage; *Hyp*, äusseres, dickes, *Hyp'*, inneres, dünnes Hypodermis-Blatt; zwischen beiden die sog. »Stützfasern« und der Blutraum.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 47. Bythotrephes longimanus. Brutraum eines Weibchens, welches unmittelbar vorher zwei Junge geboren hatte. Von *SW*, der Schalenwurzel aus ist eine neue Schale hervorgewachsen; *SR*, Schalenrand mit der Haut des Abdomens (*Abd*) fest verwachsen. *BS*, Binnenraum der Schale, jetzt noch der Blutcirculation offen; *Br* Brutraum, in den durch den bei *Oe B* einmündenden, aber hier nicht sichtbaren Oviduct drei Sommereier eingetreten sind. Von *Br'* bis *Br''* ist der Brutraum noch ganz zusammengefallen, oder vielmehr der Nährboden, *Nb*, ist hier noch nicht durch die Eier herabgedrückt worden. *RS*, Rücken-Sinus (Blut-Sinus), *C*, hinterer Theil des Kopfes, *H*, Herz, *Sp*, Suspensorien desselben.

Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 48. Ovarien reifer Embryonen: *A* von Sida crystallina, *B* von Daphnia Pulex.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

## Tafel XI.

Fig. 49. Daphnella brachyura. Linkes Ovarium, in welchem drei Sommereigruppen lagen, von welchen hier indessen nur die dritte Nährzelle (*Nz 3*) der hintersten Eigruppe zu sehen ist. *Nk*, Nährkammer im zweiten Stadium, secundäre Nährballen (*sec NB*) theils noch deutlich mit dunkeln Körnchen, theils schon sehr blass (*sec NB'*) oder selbst zusammengeflossen; *Öl*, ein grosser »Oeltropfen«, der darauf schliessen lässt, dass in der aufgelösten Keimgruppe die Dotterabscheidung bereits begonnen hatte. *Ngr*, *Ngr'*, zwei Keimgruppen, welche ihrer Lage nach (hinter den Eigruppen) als Nährgruppen functioniren müssen. *Rs*, Receptaculum seminis, *SRs*, die zellige Scheidewand zwischen dem Lumen des Receptaculum und dem des Eierstockes; *x*, ein blasser, kugliger Körper im Innern des Receptaculum.

Vergrösserung HARTNACK 3/VIII.

Digitized by Google

Fig. 50. Daphnella brachyura. Rechter Eierstock. Ausser dem Keimlager enthielt derselbe nur eine junge Keimgruppe, von der in der Zeichnung nur die hinterste Zelle (*Kgr*) zu sehen ist. Die einzige grössere Keimgruppe hat sich aufgelöst und ihr Protoplasma erscheint als feinkörniger Inhalt der blasigen Epithelzellen (*Ep*) einer langgestreckten Nährkammer (*Nk*), nicht mehr in Form kleiner kugliger Ballen, sondern zusammengeflossen.

*Eib*, Eibehälter, der hintere Abschnitt des Ovariums, hier leer.

Vergrösserung Hartnack 3/VIII.

Fig. 51. Daphnella brachyura. Ein in Wintereibildung begriffenes Ovarium. In der Eizelle (*Eiz*) bereits viel Dotter abgeschieden, die dritte Nährzelle (*Nz 3*) mit feinen Körnchen durchsetzt, gewissermassen abortiven Dotterkörnchen. *Nk*, eine Nährkammer im Stadium der Rückbildung, die Epithelzellen nur mit Flüssigkeit gefüllt.

Vergrösserung Hartnack 3/VIII.

Fig. 52. Daphnella brachyura. Linkes (*A*) und rechtes (*B*) Ovarium desselben Thieres. *A* enthält eine grosse Eigruppe (*Eigr*) in deren Eizelle bereits Sommerdotter abgeschieden ist, *Öl*, »Oeltropfen«, *Dp*, Deutoplasma-Körnchen; *Nk* eine kleine, in Zurückbildung begriffene Nährkammer.

*B*. Die entsprechende Eigruppe in voller Auflösung, in eine langgestreckte Nährkammer (*Nk*) umgewandelt, aus grossen, prall mit gelblicher Protoplasma-Lösung gefüllten Epithelzellen (*Ep*) bestehend, in denen zum Theil auch noch körnige Haufen zu sehen sind, sowie »Oeltropfen«, ein Zeichen, dass die Dotterabscheidung bereits im Gang war, als der Zerfall begann. Hinter der Nährkammer noch eine kleine Nährgruppe (*Ngr*), vor ihr eine etwas grössere Keimgruppe (*Kgr*) als die entsprechende des linken Eierstocks.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 53. Daphnella brachyura. Junges Thier. Linker Eierstock, eine grössere Keimgruppe (*Eigr*), aus welcher sich vermuthlich ein Ei entwickeln wird; zwei kleinere dahinter (*Ngr*), welche später der Resorption verfallen werden; *Kl*, Keimlager.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 54. Sida crystallina. Rechter Eierstock, Seitenansicht. Von den zwei eibildenden Keimgruppen, welche kurz zuvor vorhanden gewesen sein müssen, hat sich die vordere in eine Nährkammer (*Nk*) verwandelt, in deren Epithelzellen-Masse man noch zwei »Oeltropfen« erkennt, wie sie für den Sommerdotter characteristisch sind und wie sie auch in der Eizelle (*Eiz*) enthalten sind.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.

Fig. 55. Daphnella brachyura. *A*. Die beiden Eierstöcke eines jungen Thieres in natürlicher Lage, von oben gesehen, der linke fast ausgefüllt von einer Wintereigruppe, deren Eizelle (*Weiz*) bereits stark mit Dotter erfüllt ist und ihren Kern (*K*) nur undeutlich durchschimmern lässt. Der rechte Eierstock sehr zurück in der Entwickelung, enthält ausser dem Keimlager (*Kl*) nur noch eine junge Keimgruppe (*Kgr*); der ganze, hintere Theil des Ovariums, in welchem sonst die Ausbildung der Eier vor sich geht (Eibehälter, *Eib*) ist noch ein solider, dünner Faden, während das Receptaculum (*Rs*) bereits nahezu seine definitive Gestalt besitzt.

*H*, das Herz im Contour angegeben zur Orientirung.

Vergrösserung Hartnack 3/IV.


Digitized by Google

*B.* Das hintere Ende des linken Eierstocks bei HARTNACK 3/VII. *Ep*, zwei kleine, blasige Epithelzellen als letzte Andeutung der hier stattgehabten Resorption einer oder mehrerer Keimgruppen; *SRs*, das zellige Septum Receptaculi, *Vo*, die äussere Geschlechtsöffnung, deren Lippen durch feine Fäden an der Haut befestigt sind, sie liegt bedeutend höher, als das Receptaculum, in dem der enge, nur in der Seitenansicht sichtbare Oviduct unter rechtem Winkel aus dem Receptaculum nach oben abbiegt.

Fig. 56. Daphnella brachyura. Rechter Eierstock.

*A.* Zwei grosse Keimgruppen im Beginn der Sommereibildung, wie aus den Oeltropfen (*Oel*) zu ersehen, welche als erstes Zeichen der Dotterabscheidung in der Eizelle auftreten. Nur scheinbar liegen in der vorderen Eigruppe einige Oeltropfen auch in der zweiten Keimzelle (*Nz 2*), vielmehr greift die Eizelle hier oberflächlich über die zweite Zelle hinweg, in der hintern Eigruppe dagegen liegt der Ausnahmefall vor, dass wirklich die zweite statt der dritten Keimzelle in Eibildung eintritt.

Zwei Nährkammern (*Nk 1* u. *2*) liegen vor und hinter den Eigruppen.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

*B.* Die vordere Nährkammer desselben Ovariums bei HARTNACK 3/VIII; stellt das erste Stadium der Resorption dar, es sind noch keine secundäre Nährballen in die blasigen Epithelzellen (*Ep*) eingedrungen, doch strecken die primären Nährballen (*prim. NB*) bereits stumpfe Fortsätze aus (bei *prim NB'*).

Fig. 57. Daphnia magna. Linker Eierstock eines zwei Tage alten Thieres. Das Keimlager (*Kl*) erfüllt noch das ganze Ovarium mit einziger Ausnahme des vordern Endes, an welchem eine einzelne blasige Epithelzelle sich entwickelt hat.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 58. Daphnia magna. Linker Eierstock eines vier Tage alten Thieres. In dem bedeutend gewachsenen Organ haben sich vorn mehrere (3) Keimgruppen gebildet (*Kgr*), deren Zellgrenzen indessen am lebenden Thier nicht erkennbar waren. Drei blasige Epithelzellen (*Ep*) sind hervorgewachsen, deren letzte noch halb umfasst wird von den anstossenden Keimzellen.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 59. Daphnia Pulex. Linker Eierstock eines zum ersten Mal Eier producirenden 9 oder 10 Tage alten Thieres. *Kl*, Keimlager, unmittelbar vor diesem eine Wintereigruppe, deren Eizelle (*Weiz*) bereits feine Dotterkörnchen enthält, die drei Nährzellen liegen über ihr (dorsal) (*prim. Nz 1—3*). Vor der Wintereigruppe zwei Nährgruppen (*Ngr 1* u. *2*), davor blasiges Epithel, welches die Rolle einer »Nährkammer« (*Nk*) übernommen hat; in den Epithelzellen sind Protoplasma-Ballen auf verschiedenen Stadien der Auflösung zu sehen, theils noch solid, von mattem Glanz und homogen (*sec. NB*), theils schon in körnigem Zerfall; viele Epithelzellen sind auch nur mit Flüssigkeit gefüllt.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 60. Daphnia longispina. Rechtes Ovarium eines jungen Thieres, wie die vorhergehenden in natürlicher Lage bei Seitenansicht des Thieres gezeichnet. Eine Wintereigruppe nimmt den mittleren Abschnitt des Organs ein; die Eizelle (*Weiz*) ist mit Dotter erfüllt und überragt bereits nach vorn und hinten die auf ihr liegenden und in Natur sehr schwer zu erkennenden Nährzellen (*Nz 1—3*). Davor blasiges Epithel (*Ep*), in welchem keine Reste der aufgelösten Nährgruppen mehr zu erkennen sind.

Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Digitized by Google

Fig. 61. Daphnella brachyura. Eierstock im Beginn der Wintereibildung. Die Eigruppe (*Eigr*) zeigt in allen vier Zellen die Abscheidung von feinen Körnchen im Protoplasma, wie dies die eigentliche, nur auf die Eizelle beschränkte Dotterbildung einleitet. Von drei Nährgruppen, welche hinter der Eigruppe liegen, ist die erste (*Ngr 1*) bereits in voller Resorption begriffen, die zweite und dritte aber noch intact.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

Fig. 62. Daphnella brachyura. Rechter Eierstock in Wintereibildung, in der Eizelle die ersten Dotterkugeln abgeschieden, in den drei Nährzellen der Wintereigruppe (*Weigr*) feine dunkle Körnchen. *Nk*, Nährkammer in der Rückbildung, ausserdem noch drei Nährgruppen, von denen die zwei ersten (*Ngr 1* u. *2*) sehr klein.

Im Receptaculum (*Rs*) kleine blasse Körper ($x$); *Vv*, Vulva.

Vergrösserung Hartnack 3/VII.

---

Berichtigung:

In Bd. XXVII. Hft. 4. p. 588 Anmerk. 1) lies: l'ablation statt Vablation.

Digitized by Google

# Beiträge zur Anatomie der Crinoideen.

Von

Dr. **Hubert Ludwig**,

Privatdocent und Assistent am zoologisch-zootomischen Institut in Göttingen.

---

Mit Tafel XII—XIX.

---

Die im Nachfolgenden mitgetheilten Untersuchungen über die Anatomie der Crinoideen sind ihrem wesentlichsten Inhalte nach bereits vorläufig veröffentlicht worden in dieser Zeitschrift (Nr. 21), sowie in den Nachrichten von der kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen (Nr. 22, 23). Sie verdanken ihre Entstehung dem Wunsche, die Kenntniss dieser nach so mancher Richtung hin interessanten Thiere, über deren Skelettheile Joh. Müller (Nr. 26), W. B. Carpenter (Nr. 3) und M. Sars (Nr. 31) ihre klassischen Abhandlungen geschrieben haben, auch hinsichtlich der Weichtheile nach Kräften zu fördern. Angestellt wurden dieselben zunächst an zahlreichen, wohlerhaltenen Exemplaren von Antedon rosaceus Link (= Alecto europaea F. S. Leuck. = Comatula mediterranea Lam.) aus dem Mittelmeer, welche ich der Freundlichkeit meines verehrten Collegen, Herrn Dr. L. Graff in München verdanke. Weiterhin wurden sie ausgedehnt auf die in der hiesigen zoologischen Sammlung vertretenen Crinoideen: Antedon Eschrichtii Joh. Müll., Actinometra trachygaster Lütk., Actinometra Bennettii Joh. Müll., Pentacrinus caput Medusae Mill., sowie zwei nicht näher bestimmte Antedon-Arten aus der Bai von Bengalen. Vermehrt wurde das Untersuchungsmaterial durch die gütige Zusendung von Antedon Eschrichtii von Seiten des Herrn Staatsrathes Dr. Steenstrup in Kopenhagen. Es ist mir eine sehr angenehme Pflicht den beiden genannten Herren, sowie dem Director des hiesigen zoologisch-zootomischen Instituts, Herrn Professor Dr. Ehlers, meinen Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

Von sämmtlichen genannten Crinoideen standen mir Armstücke zur Verfügung, Scheiben jedoch nur von Antedon Eschrichtii und ins-



Digitized by Google

besondere von Antedon rosaceus. Hauptmethode der Untersuchung war die Zerlegung sowohl der Arme als auch der Scheiben in Schnitte und Schnittserien. Um mit möglichster Sicherheit vorgehen zu können, mussten die Schnitte und Schnittserien in den verschiedensten Richtungen geführt werden. So wurden die Arme und Pinnulae an Querschnitten, an horizontalen und verticalen Längsschnitten, sowie endlich an schiefen Schnitten untersucht. Die Scheibe wurde in verticale und horizontale Schnittserien zerlegt. Mitunter empfahl sich die Präparation unter der Loupe, sowie das Einlegen grösserer unversehrter Stücke in Damarharz. Färbungen erwiesen sich für die meisten der hier in Betracht kommenden Verhältnisse von keinem sehr wesentlichen Vortheile. Nur ein Theil der Präparate wurde einer Tinction mit Carmin oder Hämatoxylin unterworfen. Eingeschlossen wurden sämmtliche Schnitte in Damarharz. Als geeignetste Methode der Entkalkung erwies sich die Behandlung mit Chromsäure unter ganz geringem Zusatz von Salzsäure. Auf etwa ein Liter stark weinfarbner, frischer Chromsäurelösung wurden circa 20 Tropfen Salzsäure zugegeben. Diese Entkalkungsflüssigkeit wurde täglich durch frisch zubereitete ersetzt. Um Macerationen zu vermeiden ist von Wichtigkeit stets mit viel Flüssigkeit zu arbeiten; in ein Liter brachte ich gleichzeitig höchstens drei Scheiben oder ebensoviele Arme.

In der Darstellung halte ich mich an den Gang der Untersuchung, indem ich zuerst die Anatomie der Arme, dann diejenige der Scheibe behandle, soweit sich eine solche Trennung, ohne Unklarheiten zu verursachen, durchführen lässt. Einige allgemeinere Bemerkungen über die Anatomie der Crinoideen und deren Beziehungen zu den übrigen Echinodermen werden den Schluss der Abhandlung bilden.

## I. Anatomie der Arme.

Die erste dürftige Beschreibung der Weichtheile der Arme findet sich bei Heusinger (Nr. 15 p. 369). Er sagt, dass die fünf Furchen oder Rinnen, welche von dem Munde in der Richtung der Arme ausstrahlen, sich da, wo sich die letzteren theilen, gleichfalls theilen und über die ganze concave (ventrale) Fläche derselben hinlaufen und in alle Nebenstrahlen (Pinnulae) Seitenäste abschicken. »Die Ränder dieser Rinnen sind nicht gleichmässig, sondern gehen in lauter kleine Wärzchen aus, deren Basis schwarzroth ist und die zackenartig in einander greifen. Ich halte sie für das Analogon der Füsschen der Seesterne. Diese franzenartigen Ränder sind äusserst contractil.« Ferner bemerkt Heusinger in dem kurzen Abschnitte über das Nervensystem (l. c. p. 374): »Die Ränder der Rinnen sind sehr empfindlich; ich habe aber an allen Orten,

Digitized by Google

durch alle Mittel vergebens nach Nerven gesucht. Mit Bestimmtheit konnte ich nirgends welche erkennen. Dass sie vorhanden sind, kann man wohl kaum bezweifeln, da das Muskelsystem so entwickelt ist . . «

Eine bedeutende Förderung erhielt die Kenntniss der Anatomie der Arme durch JOH. MÜLLER in seiner berühmten Abhandlung über den Bau des Pentacrinus (Nr. 26 p. 221 sqq., p. 233 sqq.). Er beschreibt, wie das weiche Perisom der Beugeseite der Arme (d. h. der ventralen Seite) die Rinne der Skelettheile brückenartig deckt und unabhängig von letztgenannter Rinne an seiner Oberfläche eine Furche oder Halbcanal besitzt — die Tentakelrinne. An den beiden Seiten der Rinne steht je eine Längsreihe von zahlreichen, kleinen Blättchen, die bei Pentacrinus verkalkt sind. An ihrer äusseren Seite geht ein Zug von dunkelrothen, punctförmigen Flecken. Die innere Seite der Säume der Rinne ist mit weichen cylindrischen Fühlerchen besetzt, den Tentakeln, die hohl, am Ende geschlossen und abgerundet sind, sich sehr verlängern und verkürzen können und im verkürzten Zustand wie wurmförmig geringelt aussehen; ihre ganze Oberfläche ist noch mit kleineren, cylindrischen, am Ende wenig angeschwollenen Fühlerchen besetzt. Die Tentakelrinne entspricht den Bauchfurchen der Asterien und ihre Fühlerchen den Füsschen der Asterien. Unter der Tentakelrinne liegen nach ihm bei Pentacrinus und Comatula zwei häutige Canäle und zwischen beiden der Nervenstrang des Arms von einer häutigen Hülle besonders umgeben; letzterer macht jeder Pinnula gegenüber eine längliche, schwache Anschwellung, von welcher der Nervenfaden in die Pinnula abgeht. Der untere Canal wird gegen die Scheibe schnell enger. Er liegt am Arm in der Tiefe der Rinne der Armglieder und ist seitlich comprimirt. Der obere Canal, der Tentakelcanal, liegt zunächst unter der Tentakelfurche, von ihm scheinen die Fühlerchen mit Flüssigkeit versorgt zu werden. Dieser Canal ist bei Pentacrinus überall einfach, bei den Comatulen ist er an manchen Stellen der Arme durch ein senkrechtes Scheidewändchen getheilt. »An den Pinnulae der Comatulen liegen die Eierstöcke. Sie befinden sich in der unteren Hälfte der Pinnula, die bei den reifen Comatulen stark angeschwollen ist. Das Perisom und die Tentakelrinne gehen über die Eierstöcke weg. Die von THOMPSON bemerkte Oeffnung muss erst durch Dehiscenz entstehen; ich sah solche nicht an den angeschwollenen Pinnulae. Die Eierstöcke und die Eierchen sind an den wesentlichen Theilen zu erkennen, man unterscheidet Dotter, Keimbläschen und bläschenartigen Keimfleck.« Die Geschlechter sind getrennt. Bei den männlichen Individuen liegen die Hoden an derselben Stelle wie die Eierstöcke bei den Weibchen. Der Hoden ist ein unregelmässiger am Rande in mehrere Abtheilungen ein-



Digitized by Google

geschnittener Schlauch, der gegen die Basis der Pinnulae am dicksten ist, in entgegengesetzter Richtung dünner, plötzlich endigt. »Die Spermatozoen der Comatulen haben einen kugeligen Kopf, den Schwanzfaden habe ich wegen der Feinheit nicht gesehen und aus den Bewegungen erschlossen.« Diese Angaben Joh. Müller's über die Weichtheile der Arme sind illustrirt durch mehrere Abbildungen, unter welchen Fig. 11 und Fig. 12 der Taf. IV von besonderem Interesse sind. Beide Figuren finden sich in getreuen Copien wiedergegeben in Fig. 1 und 2.

In der an Joh. Müller's Arbeiten sich würdig anschliessenden Abhandlung von Sars (Nr. 31) über Rhizocrinus lofotensis und das Pentacrinus-Stadium von Antedon Sarsii haben die Weichtheile der Arme keine nähere Berücksichtigung gefunden, nur die Tentakel und die Saumläppchen der Tentakelrinne werden nach ihrer äusseren Form und Lagerung beschrieben.

Soweit sich bei W. Thomson (Nr. 38) in seiner Entwicklungsgeschichte des Antedon rosaceus Angaben finden, welche für die Anatomie der Arme des erwachsenen Thieres von Bedeutung sind, werden dieselben im Verlaufe des Textes berücksichtigt werden. An dieser Stelle soll nur hervorgehoben werden, dass Thomson die beiden von Joh. Müller aufgefundenen über einander gelegenen Hohlräume der Arme wiedererkannt hat.

Auch die fast gleichzeitige Abhandlung W. B. Carpenter's (Nr. 3) beschäftigt sich in ihrem bis jetzt allein erschienenen ersten Theile nur vorübergehend mit der Anatomie der Weichtheile der Arme. Das Wesentlichste ist, dass der genannte Forscher über den beiden Joh. Müller'schen Canälen der Arme, die er als Canalis afferens und Canalis efferens und an einer anderen Stelle als Canalis subtentacularis und Canalis coeliacus unterscheidet, einen dritten Canal, den eigentlichen Tentakelcanal, der Joh. Müller unbekannt geblieben war, beschreibt.

Eine eingehendere Darstellung des anatomischen Baues der Arme und zwar insbesondere der weichen Theile derselben hat neuerdings Perrier (Nr. 30) zu geben versucht. Da wir später öfters auf seine Angaben zurückkommen müssen, möge an dieser Stelle nur das Wichtigste aus denselben zur Orientirung des Lesers angeführt sein. Perrier behauptet, dass unterhalb des Tentakelcanales nur ein einziger Hohlraum die Arme durchziehe, der eine Fortsetzung der Leibeshöhle sei und nicht einem gesonderten Canalsysteme angehöre; derselbe sei überdies nur bei jungen Thieren deutlich erkennbar. An seiner Wandung sollen sich die Geschlechtsorgane in den Pinnulae bilden. Der Tentakelcanal werde umschlossen von zwei von einander abstehenden Wandungen, zwischen denen sich verästelte, kerntragende Fäden, die nicht musku-

Digitized by Google

loser Natur seien, ausspannen. Ueber dem Tentakelcanal und unter dem Epithel der Tentakelrinne liege ein aus Längsfasern gebildeter Muskelstrang (bandelette musculaire). Die Tentakel entspringen in Gruppen von je dreien aus je einem Seitenaste des Tentakelcanales.

Endlich hat SEMPER (Nr. 34) kurze anatomische Bemerkungen über Comatula veröffentlicht, worin er insbesondere den Nachweis führt, dass der Armnerv JOH. MÜLLER's ein zu den Genitalorganen gehörender Strang ist.

In diesen Zeilen habe ich in Kürze den Stand der Kenntnisse von der Anatomie der Weichtheile der Crinoideenarme dargelegt, wie er am Ende des vorigen Jahres, als diese Untersuchungen begonnen wurden, war. Nachdem dann noch W. B. CARPENTER (Nr. 4) einer Uebersetzung der SEMPER'schen Mittheilung einige Erläuterungen beigefügt hatte, veröffentlichte ich meine erste vorläufige Mittheilung in dieser Zeitschrift (Nr. 21). Es erschien nunmehr in schneller Folge eine ganze Reihe von Publicationen von W. B. CARPENTER, P. H. CARPENTER, AL. GÖTTE, R. GREEFF, R. TEUSCHER und mir selbst, die sich mit der Anatomie der Crinoideen — und was uns hier zunächst interessirt, mit der Anatomie der Arme beschäftigten. Ihren Inhalt an diesem Orte zu analysiren, unterlasse ich und ziehe es vor, an den betreffenden Stellen im Verlaufe der Darstellung darauf einzugehen [1].

Wenden wir uns jetzt zur Sache selbst, so empfiehlt es sich, um einen Ueberblick der Verhältnisse zu gewinnen, zunächst einen Querschnitt des Armes — wir wählen einen solchen von Antedon Eschrichtii — zu betrachten und uns an demselben die wichtigsten Theile, mit denen wir es zu thun haben, vorzuführen. Es findet sich in Fig. 5 ein solcher Querschnitt abgebildet. (Vergl. auch die Tafelerklärung.) Derselbe ist so gelegt, dass er mit seiner ventralen Seite nach oben, mit seiner dorsalen Seite nach unten sieht. An Masse imponirt am meisten das Kalkglied, welches den grössten Theil des Schnittes bildet. Dasselbe ist dorsalwärts abgerundet, ventralwärts hingegen besitzt es eine tiefe Rinne, in und über welcher wir die uns besonders interessirenden

[1]) Es möge mir gestattet sein, die Reihenfolge anzuführen, in welcher die oben berührten jüngsten Publicationen in meine Hände gelangten: Nach der Publication meiner ersten vorläufigen Mittheilung erschien meine zweite Mittheilung in den Göttinger Nachrichten (Nr. 22). Dann erhielt ich der Reihe nach die Arbeiten von W. B. CARPENTER (Nr. 5) und R. GREEFF (Nr. 12), P. H. CARPENTER (Nr. 2), AL. GÖTTE (Nr. 7). Alsdann schrieb ich meine dritte Mittheilung (Nr. 23), und als deren Druck bereits beendet war, bekam ich durch weitere freundliche Zusendung R. GREEFF's Arbeit (Nr. 13) und endlich nach der Publication jener Mittheilung die Abbandlung von R. TEUSCHER (Nr. 37).

Digitized by Google

Weichtheile finden. Die Kalkglieder selbst einer näheren Betrachtung zu unterziehen, ist nicht nöthig, da dies Joh. Müller für Pentacrinus caput Medusae, W. B. Carpenter für Antedon rosaceus und M. Sars für Rhizocrinus lofotensis in erschöpfender Weise gethan haben. Die Kalkglieder werden durchzogen von einem nicht verkalkten Faserstrange, den Joh. Müller irrthümlich als ein Gefäss beschrieben hat. Wie bekannt, werden die Kalkglieder gegen einander bewegt durch paarige Muskeln. Zur Orientirung über die übrigen Weichtheile, welche sich in und über der Rinne der Kalkglieder befinden, wollen wir von der ventralen Seite unseres Schnittes ausgehen und von dort aus nach der dorsalen Seite vorschreiten. Auf diesem Wege treffen wir zuerst auf eine Rinne, welche die Mitte der ventralen Seite einnimmt. Es ist dies die Tentakelrinne. Dieselbe wird rechts und links überragt von den Tentakeln, welche zu je dreien zu einer Tentakelgruppe miteinander verbunden sind. Letzteres Verhältniss ist auf dem Querschnitt allerdings nicht zu erkennen, ebensowenig wie der in Zacken ausgezogene Hautsaum, welcher nach den Seiten hin die Tentakelrinne abschliesst. Die Zacken werden als Saumläppchen der Tentakelrinne bezeichnet und sind bereits von Joh. Müller beschrieben worden. Die Tentakelrinne ist von einem hohen Epithel ausgekleidet. Dicht darunter verläuft median der Armnerv in Gestalt eines platten Bandes. Unter dem Nerven und gleichfalls median gelagert, begegnen wir einem engen Lumen, dem Querschnitt eines Blutgefässes, welches wegen seiner Lagebeziehung zu dem Nerven als Nervengefäss bezeichnet wird. Unter dem Nerven und dem Nervengefäss finden wir weiterhin das Wassergefäss des Arms, von welchem alternirend rechts und links Seitenzweige zu den Tentakelgruppen abtreten [1]. Unter dem Wassergefässe ist die Fortsetzung der Leibeshöhle in den Arm gelagert und nimmt den ganzen Zwischenraum zwischen den bereits erwähnten ventralen Weichtheilen und dem dorsalen Kalkgliede mit seinen Muskeln ein. Diese Fortsetzung der Leibeshöhle in den Arm ist aber kein einfacher Hohlraum, sondern sie zerfällt durch Gewebszüge, welche Fortsetzungen der die Leibeshöhle der Scheibe durchziehenden Gewebsmassen sind, in mehrere Abschnitte. Zunächst wird sie durch eine horizontale Scheidewand in zwei Hauptabschnitte zerlegt, einen ventralen und einen dorsalen. Dies sind die beiden Hohlräume, welche Joh. Müller schon beschrieb und welche W. B. Carpenter als Canalis subtentacularis und Canalis coeliacus bezeichnete. Jenen nenne ich den Canalis ventralis, diesen den Canalis

1) Streng genommen dürfte auf den Querschnittbildern immer nur ein (entweder ein linker oder ein rechter) Seitenzweig gezeichnet sein.

Digitized by Google

ie horizontale Scheidewand, durch welche beide Canäle von r getrennt werden, umschliesst selbst einen dritten Abschnitt rtsetzung der Leibeshöhle in den Arm. Dieser dritte Abschnitt i dem Arm an Ausdehnung sehr hinter den Ventralcanal und den salcanal zurück. Derselbe umschliesst ein Blutgefäss, welches selbst der in seinem Innern einen Strang führt, den wir, da sich aus seinen llen die Genitalproducte entwickeln, den Genitalstrang oder richtiger, e wir später sehen werden, die Genitalröhre nennen. Dem entrechend gebe ich dem dritten Abschnitte der Leibeshöhle des Armes n Namen Canalis genitalis. In den Pinnulae bleiben die Grössenverltnisse der drei beschriebenen Canäle zu einander nicht dieselben wie den Armen. Es wird nämlich durch die Entwicklung der Geschlechtsroducte in den Pinnulae die Genitalröhre und dadurch auch der Canas genitalis bedeutend ausgedehnt und zwar auf Kosten des darüber [1]) legenen Canalis ventralis und des darunter gelegenen Canalis dorsalis, ie ein Blick auf die Fig. 10 lehrt. Endlich zerfällt der Canalis ventralis lbst wieder bei manchen Arten durch Gewebszüge, welche ihn hinternander in der Medianebene des Armes durchsetzen, in zwei seitliche, nvollkommen von einander getrennte Abschnitte, einen rechten und nen linken, für welche eine besondere Bezeichnung einzuführen unöthig ist. Aber auch die Trennung der drei Hauptabschnitte der Fortetzung der Leibeshöhle in den Arm, also des Ventralcanals, des Genitalanals und des Dorsalcanals, von einander ist, wie wir später sehen verden, keine ganz vollkommene.

Wir gehen nunmehr dazu über, die erwähnten Weichtheile der rme des Näheren zu betrachten und beginnen mit der Tentakelrinne[2]).

## Die Tentakelrinne und ihr Epithel.

Schon Heusinger (Nr. 15), Joh. Müller (Nr. 26) und späterhin I. Sars (Nr. 31) haben die Tentakelrinne der Arme und Pinnulae in hrem Verlauf und ihrer allgemeinen Gestaltung so hinreichend beschrieben, dass ein nochmaliges Eingehen darauf überflüssig sein dürfte. Auch Perrier (Nr. 30) hat eine Darstellung derselben gegeben, auf welche hier gleichfalls verwiesen sein mag. Nur einige Worte über die Saumläppchen der Tentakelrinne (crescentic leaves W. Thomson, festons

1) Es ist wohl kaum nöthig zu bemerken, dass wir bei den Lagebezeichnungen das Thier stets in seiner natürlichen Haltung denken, also mit dem Knopf nach unten, mit dem Munde nach oben gerichtet. Wir haben dann oben die ventrale Seite und unten die dorsale. Im Uebrigen vergleiche man bezüglich der Nomenclatur Joh. Müller's Arbeiten.

2) Wo im Folgenden nicht anders bemerkt, beziehen sich die Angaben stets zunächst auf Antedon Eschrichtii.

Digitized by Google

Perrier, respiratory leaves Carpenter, Zacken der gezackten Leiste Teuscher). Dieselben sind, wie bekannt, lappige Erhebungen der Ränder der Rinne an der Basis einer jeden Tentakelgruppe. Bei Pentacrinus und Rhizocrinus sind sie verkalkt und bei Antedon rosaceus zeigen sie wenigstens eine Neigung zur Verkalkung, denn es finden sich in ihnen, wie Perrier (Nr. 30 p. 55, Pl. II Fig. 3) ausführlich beschreibt, unregelmässig geformte, ästige Kalkspiculae. Die Saumläppchen stehen mit der Basis je einer Tentakelgruppe in continuirlichem Zusammenhange. Sie können sich über die Tentakelrinne hinüberlegen und greifen dann bei ihrer alternirenden Stellung von rechts und links ineinander. W. B. Carpenter ist der Meinung, dass sie in besonderer Beziehung zu der Respiration stehen und nennt sie deshalb respiratorische Läppchen. Letztere Bezeichnung möchte ich deshalb vermeiden, weil in anatomischen Beschreibungen rein morphologische Benennungen überhaupt den physiologischen vorzuziehen sind, dann aber auch deshalb, weil mir jene respiratorische Function der Saumläppchen noch nicht hinreichend begründet zu sein scheint und überdies es fraglich ist, ob nicht der Schutz, den sie bei ihrer Fähigkeit die Tentakelrinne von aussen zu überdecken und die dort gelegenen wichtigen Organe von der Aussenwelt abzuschliessen und vor Schädlichkeiten zu beschützen, von grösserer Bedeutung[1]) ist.

Ausgekleidet ist die Tentakelrinne von einem hohen Epithel, welches aus lang ausgezogenen Zellen zusammengesetzt wird, welche in der Mehrzahl die ganze Dicke der Epithellage durchziehen (Fig. 8). In der Mitte der Tentakelrinne ist das Epithel am höchsten, 0,06 bis 0,075 Mm.; nach den Seiten hin wird es allmälig niedriger, um dann endlich überzugehen in das Epithel der Tentakel, der Saumläppchen und weiterhin der Armoberfläche überhaupt. Die Kerne der Epithelzellen sind in dem äusseren Bezirke des Epithels spindelförmig, 0,004 bis 0,005 Mm. lang, in dem tieferen Bezirke, bei annähernd gleicher Grösse, rund und besitzen stets ein sehr kleines Kernkörperchen. Nach aussen trägt das Epithel einen Cuticularsaum von 0,001—0,0015 Mm. Dicke.

Teuscher (Nr. 37 p. 254) beschreibt dicht unter diesem Cuticularsaum eine besondere kleinzellige Matrix desselben, die ich aber in Abrede stellen muss. Die langen, fadenförmig ausgezogenen Zellen des Epithels treten in meinen Präparaten überall dicht bis an die Cuticula heran und nirgends vermag ich zwischen ihnen und der Cuticula eine

1) Insbesondere dürfte bei jenen Crinoideen, bei welchen die Saumläppchen zu festen Saumplättchen verkalkt sind, z. B. Pentacrinus, von einer besonderen respiratorischen Function derselben wohl kaum die Rede sein.

Digitized by Google

besondere Zellenlage zu unterscheiden. Auch bei den ähnlichen Verhältnissen der Seesterne haben Hoffmann (Nr. 17 p. 10) und Greeff (Nr. 9 p. 6) dicht unter der Cuticula der Ambulacralrinne ein Plattenepithel als Matrix derselben beschrieben. Nach meinen eigenen Untersuchungen an Asteracanthion rubens muss ich indessen Lange (Nr. 18 p. 253) beipflichten, wenn er das Vorhandensein jenes Plattenepithels leugnet. Teuscher's Auffassung des oben von mir als Epithel der Tentakelrinne beschriebenen Gewebes steht mit der meinigen auch noch in anderen Puncten in Gegensatz. Er scheint als eigentliches Epithel nur jene subcuticulare Zellenlage anzusehen, von deren Vorhandensein ich mich, wie schon gesagt, nicht überzeugen konnte. Die Schicht aber, welche ich oben als Epithel beschrieb, bezeichnet er als äussere Schicht der Auskleidung der Ambulacralrinne und lässt sie zusammengesetzt sein aus nebeneinander aufsteigenden Fasern, deren Zwischenräume dicht mit ovalen Zellen von 0,003—0,006 Mm. Länge angefüllt seien. Wie schon aus einem Vergleich der angegebenen Grössen erhellt, bezeichnet Teuscher dieselben Gebilde hier als Zellen, die wir oben als Kerne der Epithelzellen kennen gelernt haben; seine Fasern aber sind unsere lang ausgezogenen Epithelzellen. Auch hier möge verwiesen sein auf die von Lange (l. c.) ausführlich beschriebene ähnliche Zusammensetzung des Epithels der Ambulacralfurche der Asterien, die ich bestätigen kann. Endlich fasst auch P. H. Carpenter (Nr. 2) die oben beschriebene Schicht in unserem Sinne als das Epithel der Rinne auf. Die Cuticularschicht des Epithels wird noch überragt von kurzen, dicht stehenden Wimpern. Anfänglich vermochte ich dieselben an meinen Präparaten nicht mit wünschenswerther Sicherheit aufzufinden und liess deshalb ihre Existenz fraglich (Nr. 22 p. 106); später aber, an günstigeren Objecten, vermochte ich mich von dem Vorhandensein derselben auf das Bestimmteste zu überzeugen, womit die Angaben von W. B. Carpenter (Nr. 5 p. 222) und Teuscher (Nr. 37 p. 254) im Einklange stehen.

Wir gelangen dicht unter dem Epithel der Tentakelrinne zu einer vielleicht sogar mit demselben in Zusammenhang stehenden Schicht, in welcher die nervösen Elemente verlaufen.

### Die Nervenschicht.

Dieselbe wird in ihrer Hauptmasse gebildet von ungemein feinen, häufig mit winzigen Zellen untermischten Fasern, die in der Längsrichtung des Armes und der Pinnulae verlaufen (Fig. 9). Die ganze Schicht misst im Arm ungefähr 0,03 Mm. an Dicke und erstreckt sich rechts und links von der Medianebene des Arms in einer Ausdehnung von 0,18 Mm., so dass sie also in ihrer Gesammtheit ein 0,36 Mm. breites

Digitized by Google

Band darstellt, welches dicht unter dem Epithel der Tentakelrinne verläuft. Wie später erörtert werden soll, sind wir berechtigt, diese Fasern als nervöse Elemente anzusprechen und das ganze von ihnen gebildete subepitheliale Band als den Nerven. Die winzigen Zellen, die sich zwischen den Nervenfasern finden, sind vielleicht auch nur die Kerne von Zellen, die in den Verlauf der Fasern eingeschaltet sind. Sie messen 0,0035—0,0045 Mm. und sind von runder Gestalt. Bei Antedon rosaceus sind die Grössenverhältnisse des Nervenbandes natürlich geringer wie bei Ant. Eschrichtii und auch die Zellen (Kerne?) zwischen den Fasern sind kleiner (nach TEUSCHER's [Nr. 37 p. 254] Angaben = 0,0025 Mm.).

Die Nervenfasern erscheinen auf Querschnitten durch den Arm oder die Pinnula, wie aus ihrem Verlaufe erklärlich ist, als feine Pünctchen; nur wo zu einer Tentakelgruppe ein Zweig des Nerven rechtwinklig vom Stamme abgeht, bekommt man auch auf dem Querschnitt statt der Pünctchen die Fasern zu Gesichte. Letztere erkennt man aber am deutlichsten auf Längsschnitten durch die Tentakelrinne. Andere Zweige als die schon erwähnten zu den Tentakeln sah ich nirgends von dem Nervenstamm des Arms oder der Pinnula abtreten.

Durchsetzt wird die Fasermasse des Nerven durch zahlreiche, ungleich dicke, feine Stränge, die denselben in verticaler Richtung durchziehen. Auf Querschnitten erscheint der Nerv in Folge dessen wie in mehrere neben einander liegende Bündel zertheilt. Bei starken Vergrösserungen hat es den Anschein, als wenn diese Stränge aus der dünnen Bindegewebslage, welche unter dem Nerven gelegen ist und denselben von dem Wassergefäss (resp. Nervengefäss) und dem Ventralcanal trennt, emporstiegen. Noch schwieriger als über dieses untere, dorsale Ende der Stränge klar zu werden, ist es zu einer sicheren Erkenntniss ihres oberen ventralen Endes zu kommen. Bei Antedon Eschrichtii wurde an einer Reihe von Schnitten deutlich erkannt, dass die Stränge, sobald sie an der ventralen Seite des Nervenbandes angekommen sind, umbiegen und sich zu einer horizontal gelegenen dünnen Lamelle miteinander vereinigen, welche den Nerven von dem dicht darüber gelegenen Epithel der Tentakelrinne scheidet. Die Dicke dieser Lamelle (Fig. 9) maass ich an einem Schnitte durch den Arm zu 0,0019 Mm. Neben diesen Beobachtungen von dem Vorhandensein einer derartigen dünnen Lamelle zwischen Epithel und Nerv stehen nun aber andere nicht minder sorgfältige, in welchen es mir bei demselben Thiere nicht gelang, jene Lamelle wahrzunehmen, sondern vielmehr die Stränge direct an das Epithel herantraten und sich in Verbindung zu setzen schienen mit einer oder mehreren der lang ausgezogenen Zellen des

Digitized by Google

Letzteren. Bei Antedon rosaceus ist mir die Existenz jener Lamelle überhaupt zweifelhaft geblieben. Bei diesem Stande meiner eigenen Beobachtungen war es mir sehr erwünscht, durch P. H. CARPENTER's (Nr. 2 p. 578 sqq.)[1]) Untersuchungen, an Antedon Eschrichtii und Actinometra armata eine Bestätigung meiner vorläufigen Angaben von dem Bau des Nerven und insbesondere von dem Vorhandensein jener ihn vom Epithel trennenden dünnen Lamelle zu erhalten. TEUSCHER hingegen hat bei Antedon rosaceus gleich mir keine solche Lamelle wahrgenommen, sondern er lässt die Stränge (Nr. 37 p. 254), nachdem sie den Nerven durchzogen und an seiner ventralen Seite angekommen sind, sich vielfach gabeln und dann in unsere Epithelschicht eintreten, um sich in deren langen fadenförmigen Zellen (seinen Fasern) fortzusetzen. Mit solcher Sicherheit, wie sich TEUSCHER ausspricht, habe ich die Verbindung der Stränge mit den langen Epithelzellen niemals gesehen, so oft es auch auf den ersten Blick sich so zu verhalten schien. Ueber diesen Punct ganz in's Klare zu kommen, ist aber von Bedeutung für die Auffassung jener Stränge und die Lagerung des Nerven. Da wo die Lamelle zwischen Nerv und Epithel sicher beobachtet ist, gelang es auch den Zusammenhang der unteren, dorsalen Enden der Stränge mit dem Bindegewebe nachzuweisen und demnach dürfte die Auffassung gerechtfertigt sein, dass auch die Stränge, sowie jene Lamelle bindegewebiger Natur sind; eine Auffassung, welcher auch die Structur der Stränge nicht widerspricht: niemals besassen sie zellige Elemente; stets hatten sie ein unregelmässig faseriges, ziemlich glänzendes Aussehen. Vom Nerven müssen wir dann sagen, dass er zwar dicht unter dem Epithel der Tentakelrinne, aber dennoch in dem Bindegewebe gelegen ist und durchsetzt wird von feinen Strängen desselben. Für Antedon rosaceus ist denkbar, dass die Trennung zwischen Nerv und darüber gelegenem Epithel weniger weit vorgeschritten ist, so dass die bindegewebige Lamelle zwischen ihnen gar nicht oder auch nur sehr unvollkommen zur Ausbildung gekommen ist und dadurch nicht leicht wahrgenommen werden kann. GREEFF (Nr. 12 p. 21) bezeichnet die ganze Auskleidung der Tentakelrinne, also Epithel und unseren Nerven zusammengenommen, als den Nerven, in Uebereinstimmung mit seiner Auffassung des Asteriden-Nerven und identificirt denselben mit der von PERRIER beschriebenen bandelette musculaire. Letztere ist aber, wie wir sehen werden, ein Muskelband in der ventralen Wandung des Wassergefässes der Arme und der Pinnulae und hat mit den hier in Rede stehenden Theilen nichts zu schaffen. Auf die

1) sowie auch durch freundliche mündliche Mittheilung.


Digitized by Google

GREEFF'sche Auffassung des Asteriden-Nerven und die derselben entsprechende oben angedeutete des Crinoideen-Nerven werden wir später zurückkommen.

Zum Schlusse dieser Angaben über den Arm-Nerven der Crinoideen möge noch die Bemerkung Platz finden, dass bei den untersuchten Arten an den Spitzen der Arme und Pinnulae eifrig nach dem Vorhandensein von Sinnesorganen, insbesondere Fühlern und Augen nach Art der betreffenden Verhältnisse bei den Asteriden, gesucht wurde — aber stets vergebens.

In meiner vorläufigen Mittheilung erwähnte ich den Fund eines paarigen Armnerven bei Antedon Eschrichtii (Nr. 22 p. 108). In den mir damals vorgelegenen Präparaten ist, wie ich mich nachträglich wiederholt überzeugte, auf Querschnitten wirklich der Nerv in zwei, rechts und links von der Medianebene des Armes gelegene Hälften getrennt. Ich glaubte hier das normale Verhalten vor mir zu haben und war geneigt diesem Befunde eine grössere Bedeutung beizumessen, da bis jetzt ein paariger Radialnerv bei den Echinodermen noch nirgends gefunden worden war. Später angefertigte Schnitte anderer Arme desselben Thieres aber, sowie anderer Exemplare liessen mich stets auch in der Medianebene des Arms, über dem sogleich zu beschreibenden Nervengefäss die Nervenschicht auffinden, so dass ich den oben erwähnten paarigen Nerv in meinen ersten Präparaten nunmehr als eine Abnormität betrachten muss. Bei Antedon rosaceus erwähnte ich schon damals, stets nur einen unpaaren Nerven gefunden zu haben.

### Das Nervengefäss.

Genau in der Medianebene des Arms trifft man dicht unter der Nervenschicht einen Hohlraum mit nicht sehr weitem Lumen, welcher in der Längsrichtung der Arme und Pinnulae verläuft. Dieser Hohlraum (Fig. 9) besitzt eine sehr niedrige, schwer wahrzunehmende zellige Auskleidung; die Kerne der Zellen sind 0,0058 Mm. lang. Der Hohlraum entspricht nach seiner Lagerung dem von GREEFF (Nr. 10 p. 95, Nr. 11 p. 158) bei den Asterien beschriebenen Nervengefäss und steht, wie uns die Anatomie der Scheibe lehren wird, in Zusammenhang mit einem den Mund umgebenden Blutgefässringe. Wegen seiner unmittelbaren Lage unter dem Nerven wollen wir denselben auch bei den Crinoideen als Nervengefäss bezeichnen. In der Richtung zu den Tentakelgruppen giebt dasselbe seitliche Zweige ab, die sich aber nur eine kurze Strecke weit mit Deutlichkeit verfolgen liessen. Häufig fand sich in den Präparaten in dem Nervengefäss eine geronnene Masse, welcher wir auch noch in anderen Hohlräumen des Arms begegnen


Digitized by Google

werden. Auf Querschnitten setzte sich Letztere aus zwei Schichten zusammen, die aber ineinander übergingen: 1) eine in das Lumen des Gefässes schauende, feinpunctirte, helle Substanz; 2) eine, der Wandung des Gefässes anliegende, homogene, gelbliche, festere Masse. Das Lumen des Nervengefässes ist ferner mitunter — wenigstens verhält es sich so bei Antedon Eschrichtii — von einem verticalen Septum durchsetzt, welches einen deutlichen Zellenbelag trägt. Die Kerne dieser Zellen maassen 0,003—0,004 Mm., sind also kleiner als diejenigen des niedrigen Epithels des Gefässes selbst. Um noch einige Maasse des Gefässes anzugeben, so beträgt die Breite desselben an Querschnitten durch den Arm von Antedon Eschrichtii 0,13 Mm., die Höhe 0,04 bis 0,06 Mm. und die Breite eines Septums circa 0,01 Mm.

Ueber das Nervengefäss haben auch andere Forscher neuerdings Mittheilungen gemacht. So beschreibt Greeff (Nr. 12 p. 27) dasselbe bei Antedon rosaceus, aber ohne sich auf Detailangaben einzulassen, und P. H. Carpenter (Nr. 2 p. 579) bestätigt das Vorhandensein desselben bei Antedon Eschrichtii und giebt seine Existenz ferner auch für Actinometra nigra an. Teuscher (Nr. 37 p. 253) endlich hat auch seine seitlich nach den Tentakelgruppen abgehenden Zweige beobachtet, läugnet aber das Vorhandensein eines Epitheliums in demselben; in Bezug auf diesen letzten Punct verweise ich auf meine oben mitgetheilten Beobachtungen. Teuscher ist ferner im Irrthum, wenn er die Perrier'sche »bandelette musculaire«, sowie den Strang $x$ in der Semper-schen Abbildung für identisch mit dem Nervengefäss hält. Wie wir im Verlaufe der Darstellung sehen werden, sind jene beiden Gebilde auf Theile zu beziehen, welche unterhalb des Nervengefässes gelegen sind.

## Das Wassergefäss und die Tentakel.

An den Querschnitten der Arme und Pinnulae treffen wir unterhalb des Nerven und des Nervengefässes durch eine dünne, bindegewebige Lamelle von ihnen geschieden das Wassergefäss. Bevor wir zur speciellen Beschreibung dieses für die Crinoideen nicht minder, wie für alle anderen Echinodermen characteristischen Organs übergehen, wollen wir uns vorerst im Allgemeinen seine Lagerung und Verbreitung bei den Crinoideen vorführen. Von dem Wassergefässringe, welcher den Mund umgiebt, und dessen ausführliche Beschreibung ich in der Anatomie der Scheibe zu geben habe, entspringen in der Richtung der Radien fünf Hauptstämme, die Vasa radialia. Sie verlaufen unterhalb der Tentakelrinnen der Scheibe und wo sich diese gabeln, um zu den Tentakelrinnen der Arme zu werden, theilt sich auch jedes Vas radiale in zwei Aeste, die Vasa brachialia, die sich zu je einem Arm begeben

Digitized by Google

und dort in dem oben schon angegebenen Lageverhältnisse zu den Weichtheilen der Tentakelrinne bis zur Spitze des Armes hinziehen. An jede Pinnula giebt das brachiale Wassergefäss einen Ast ab, welcher dort ebenso wie im Arm bis zur Spitze verläuft. Diese Aeste mögen Vasa pinnularia heissen. Die brachialen und pinnularen Wassergefässe geben endlich in ihrem ganzen Verlaufe rechts und links Zweige ab, welche in querer Richtung von ihnen abtreten und in ziemlich gerader Linie zur Basis je einer Tentakelgruppe hinziehen. Daselbst angekommen, theilt sich jeder dieser Rami tentaculares in drei kleinere Zweige, welche in die Tentakel eintreten und deren Hohlräume darstellen. Die Rami tentaculares entspringen alternirend, so dass die Ursprungsstelle eines Astes der einen Seite stets gegenüber liegt dem Zwischenraum zwischen zwei Aesten der anderen Seite [1]). Dadurch dass an der Ursprungsstelle eines jeden tentaculären Zweiges das Wassergefäss seitlich ein wenig ausbiegt, nimmt dasselbe einen bei den verschiedenen Arten und wohl auch nach dem Beugungsgrade des Arms oder der Pinnula verschieden stark ausgesprochenen zickzackförmigen Verlauf an, wie dies insbesondere Perrier (Nr. 30 Pl. II, Fig. 2, Pl. III, Fig. 8) deutlich abgebildet hat.

Was nun die feinere Structur der Wassergefässe anlangt (Fig. 8), so sind dieselben ausgekleidet von einem niedrigen Epithelium. Im Arm von Antedon Eschrichtii wurde die Höhe des Epithels zu 0,005 Mm. gemessen. Von der Fläche gesehen maassen die einzelnen Zellen desselben 0,009—0,01, ihre Kerne 0,006—0,007 Mm.; letztere besitzen winzige kreisrunde Kernkörperchen. Wimpern konnte ich an meinen Objecten an der Epithelauskleidung der Wassergefässe nirgends mit Sicherheit erkennen. Der auf diesen negativen Befund gegründete Zweifel an ihrem Vorhandensein wird bekräftigt durch die Angaben von Thomson und W. B. Carpenter, welche beide Wimpern im Wassergefäss in Abrede stellen. Auch Perrier (Nr. 30 p. 58) konnte in den Wassergefässen keine Wimpern auffinden.

Das sonach höchst wahrscheinliche, vollständige Fehlen der Wim-

1) Dieser alternirende Ursprung der zu den Tentakeln und den ihnen homologen Füsschen abgehenden Seitenzweige der Wassergefässe findet sich auch bei vielen anderen Echinodermen, so bei Echinen, Spatangen, Asterien, Holothurien; bei den Ophiuren aber entspringen die zu den Füsschen gehenden Zweige der Wassergefässe in opponirter Stellung. Es möge hier auch noch eine Bemerkung gegen eine Angabe Hoffmann's (Nr. 16 p. 76) eine Stelle finden. Derselbe behauptet, dass bei Echiniden zu jedem Porenpaare der Schale ein Ambulacralbläschen aber zwei Füsschen gehören. Diese Angabe ist thatsächlich unrichtig. Wie man sich leicht an jedem Seeigel überzeugen kann und den älteren Autoren auch wohl bekannt war, gehört zu jedem Porenpaare nur ein Füsschen.

Digitized by Google

perung in den Wassergefässen der Crinoideen ist insofern bemerkenswerth, als die Wassergefässe der übrigen Echinodermen, soweit bekannt, stets mit einem Wimperepithel ausgekleidet sind. Ein Uebergang zu dem Verhalten der Crinoideen scheint sich indessen bei den Jugendstadien der Holothurien zu finden, von welchen Selenka (Nr. 33 p. 174) ausdrücklich hervorhebt, dass bei ihnen die Wimperzellen in dem Epithel der Wassergefässe nur sehr spärlich vertheilt sind. Jedenfalls dürfte es bei dem erwähnten Verhalten der jungen Holothurien zweifellos sein, dass man aus dem anscheinend völligen Mangel der Wimperung im Wassergefäss der Crinoideen keinen Anlass nehmen kann, dieses Organsystem für morphologisch nicht homolog dem gleichnamigen der übrigen Echinodermen zu halten.

Gehen wir in der Betrachtung der Structur der Wassergefässe weiter, so finden wir nach aussen von dem soeben beschriebenen Epithel eine dasselbe stützende bindegewebige dünne Membran, sowie die Muskelfasern, deren Verlauf eine besondere Darstellung erfordert.

Sowohl in den Wassergefässstämmen der Arme und Pinnulae als auch in ihren tentaculären Zweigen begegnen wir in der Wandung niemals Ringmuskelfasern, sondern stets nur Längsmuskelfasern. Dieselben finden sich ferner in den brachialen und pinnularen Gefässen nicht im ganzen Umkreis des Lumens, sondern nur ventralwärts. Dort, also in dem oberen, ventralen Abschnitt der Gefässwandung bilden die Muskelfasern ein längsverlaufendes Band, welches nicht einmal die Breite des Gefässlumens hat (Fig. 3, 8 und 47). Dieses ventrale Längsmuskelband der Wassergefässe ist es, welches von Perrier (Nr. 30 p. 55) bei Antedon rosaceus als bandelette musculaire beschrieben worden ist. Perrier ist aber, da er nicht an Querschnitten untersuchte, über das genaue Lageverhältniss seiner bandelette, welche er, von der Fläche gesehen, in seiner Fig. 8 Pl. III richtig abbildet, nicht klar geworden. Daher erklärt es sich denn auch, dass dieselbe von den neueren Autoren bald auf dieses, bald auf jenes andere Organ bezogen worden ist, während ich selbst, nachdem ich anfänglich gleichfalls in die Irre gegangen war (Nr. 21 p. 362), die wahre Lage derselben zuerst genau angab (Nr. 22 p. 109), was dann P. H. Carpenter (Nr. 2 p. 578) bestätigte. Semper (Nr. 35 p. 262) hält die Perrier'sche bandelette für identisch mit seinem Strange $x$, Greeff (Nr. 12 p. 21) mit seinem Nerven (unserem Nerven plus Epithel der Tentakelrinne), Teuscher (Nr. 37 p. 253) mit dem Nervengefäss; alle diese Deutungen gehen Hand in Hand mit der unzureichenden Kenntniss der genannten Forscher von der Muskulatur der Wassergefässe, sonst würden sie gewiss die einzige richtige Auffassung jenes von Perrier zuerst beschriebenen Gebildes gefunden haben.

Digitized by Google

Während also in den brachialen und pinnularen Wassergefässen sich die Längsmuskeln nur in der ventralen Wand finden, die dorsale, sowie die seitlichen Wände aber keine Muskelfasern besitzen, ist das Verhalten ein anderes in den Rami tentaculares und in den Tentakeln selbst. Die Ersteren besitzen in ihrer oberen und in ihrer unteren Wand Längsmuskelfasern und in den Letzteren endlich ist die ganze Wandung ringsum von Längsmuskelfasern durchzogen.

Oben wurde schon hervorgehoben, dass in den Wassergefässen und ihren Verzweigungen sich nirgends Ringmuskeln finden. Aber eine dritte Art von Muskeln kommen in ihnen vor, nämlich frei das Lumen der Gefässe durchziehende feine Muskelfäden, welche sich von der einen Seite der Wandung zur gegenüberliegenden hinüber spannen. Dieselben finden sich in den brachialen und pinnularen Gefässen, sowie in den Rami tentaculares, da wo dieselben aus jenen entspringen. Zur Veranschaulichung ihrer Verbreitung dient die Fig. 47. Am sorgfältigsten untersuchte ich die queren Muskelfäden an Antedon Eschrichtii. Dort findet man an Quer- und Längsschnitten durch den Arm oder die Pinnula jeden Muskelfaden zusammengesetzt aus zwei bis vier (in der Regel drei) einzelnen Muskelfasern (Fig. 4, 7 und 8). Letztere liegen in einer Ebene dicht nebeneinander, so dass in Folge dessen die Fäden selbst eine platte Gestalt bekommen und von der Fläche gesehen die Breite von zwei bis vier Muskelfasern, von der Kante gesehen aber nur die Dicke einer einzigen besitzen. Die Fasern werden zusammengehalten durch eine sehr geringe Menge einer hellen, feinkörnigen Substanz. Auf wirklichen und optischen Querschnitten (Fig. 7) durch einen Muskelfaden bekommt man, wie zu erwarten war, die Querschnitte der einzelnen den Muskelfaden zusammensetzenden Fasern deutlich nebeneinander zur Anschauung. Im Arm von Antedon Eschrichtii wurde die Breite der Muskelfäden zu 0,004—0,007, ihre Dicke zu 0,001, ihre Länge zu 0,1 Mm. gemessen. Die einzelnen Fasern maassen an Breite 0,002, an Dicke 0,001 Mm.; ihre Länge ist dieselbe wie diejenige der Fäden. Die Fasern sind stark lichtbrechend und stimmen in dieser Eigenschaft durchaus überein mit den Längsmuskelfasern in der Wandung der Wassergefässe, mit welchen sie auch dieselben Dimensionen gemeinsam haben, denn letztere sind in den tentaculären Wassergefässzweigen 0,0025 Mm. breit und 0,001 Mm. dick. Diese Uebereinstimmung mit den offenbaren Muskelfasern der Wandung ist es denn auch, welche die oben vertretene Auffassung rechtfertigt, dass die das Lumen der Wassergefässe durchspannenden Fäden muskulöser Natur sind. Perrier (Nr. 30 p. 56), welcher diese Fäden bei Antedon rosaceus zuerst sah, ist über ihre Natur zweifelhaft geblieben und Teuscher (Nr. 37

Digitized by Google

p. 252) nennt sie geradezu Bindegewebsfäden. GREEFF (Nr. 12 p. 23) aber schliesst sich meiner Auffassung an. Um die Beschreibung der Muskelfäden zu beschliessen, ist noch darauf aufmerksam zu machen, dass man an denselben (Fig. 7) Kerne wahrnimmt, welche bei Antedon Eschrichtii durchschnittlich 0,006—0,007 Mm. lang und 0,0045 Mm. breit sind und in Grösse und Aussehen durchaus übereinstimmen mit den Kernen des die Wassergefässe innen auskleidenden Epithels. Bei günstigen Objecten erblickt man dicht um diese Kerne eine geringe Menge von Zellsubstanz und stellt man die Insertionsstelle eines Muskelfadens an die Wandung scharf ein, so erkennt man, wie die Muskelfasern des Fadens sich unter das innere Epithel des Wassergefässes begeben, die Kerne aber mit den sie umhüllenden schwach entwickelten Zellkörpern sich fortsetzen in das Epithel selbst. Daraus folgt, dass jene den Muskelfäden anhaftenden Kerne nicht die Kerne der Muskelfasern sein können, sondern dass wir sie beziehen müssen auf einen sehr dünnen Epithelüberzug der Fäden, welcher eine Fortsetzung des Epithels der Wandung der Wassergefässe ist. Meist findet man an jedem Muskelfaden nur einen, selten zwei dieser Kerne liegen, welche, von der Seite gesehen, über den sonst geradlinigen Contour des Fadens merklich vorspringen.

Wir resümiren unsere Auffassung der die Wassergefässe an bestimmten Stellen durchziehenden glänzenden Fäden dahin, dass wir sagen: diese Fäden sind muskulös, sie bestehen aus wenigen (vielleicht bei manchen Arten auch nur einer einzigen) Muskelfasern und einem sehr dünnen Epithelüberzug derselben. Es fragt sich nun weiter, ob ähnliche frei das Lumen der Wassergefässe durchziehende Muskelfäden auch bei anderen Echinodermen vorkommen oder ob in dieser Hinsicht die Crinoideen ganz isolirt dastehen. Nur in einem einzigen Falle sind bis jetzt ähnliche Gebilde beschrieben worden, nämlich von LEYDIG (Nr. 19 p. 311 und Nr. 20 p. 469). Derselbe giebt vor längeren Jahren an, dass bei Echinus esculentus das Lumen der Füsschenampullen von Muskelbündeln durchzogen sei. Er sagt: »Der Innenraum (der Ambulacralbläschen) wird von Muskelbündeln durchzogen, die wie Seile durchgespannt sind, sich auch wohl netzartig verbinden und so eine Art Trabekulargewebe herstellen. So lange man die Muskelbündel blos am Ansatzpunct oder auch auf dem scheinbaren Querschnitt sieht, so haben sie ein etwas fremdartiges Aussehen, da die Contouren der einzelnen Primitivcylinder auf dem Querschnitt das Bild eines aus klaren Zellen bestehenden Haufens hervorrufen. Durch gehörige Veränderung der Focaldistanz klärt sich indessen die Sache auf.« Neuerdings hat sich HOFFMANN (Nr. 16 p. 77) bemüht, diese LEYDIG'schen Angaben zu



Digitized by Google

bestätigen, aber mit negativem Erfolge; es gelang ihm nicht, die von jenem beschriebenen Muskelbündel aufzufinden. Ferner hebt SEMPER (Nr. 34 p. 126) hervor, dass bei den Holothurien ähnliche trabekuläre Muskelbündel, wie sie LEYDIG von Echinus beschrieben, nicht vorhanden sind. Bei diesem Stand der Angelegenheit lag es für mich selbstverständlich sehr nahe, die Ambulacralbläschen von Echinus in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen und ich bin nun in der Lage, die Angaben LEYDIG's durchaus bestätigen zu können. An Querschnitten durch den entkalkten Radius eines Echinus sind die Muskelbündel, welche das Lumen der Ampullen durchsetzen, deutlich wahrzunehmen; sie bestehen aus einer verschieden grossen Zahl von Muskelfasern und sind von einer Fortsetzung des inneren Epithels der Ampullenwandung überkleidet — sind also ganz ebenso gebaut, wie die freilich wegen der geringen Zahl der Muskelfasern viel dünneren Muskelfäden im Wassergefässe der Crinoideen.

Indem ich einige allgemeinere Bemerkungen über die Anordnung der Muskulatur im Wassergefässsystem der Echinodermen überhaupt auf eine spätere Stelle dieser Abhandlung verschiebe, wende ich mich nunmehr zur Betrachtung der Anhangsgebilde der Wassergefässe. Es sind dies bekanntlich die Tentakel, deren allgemeine Anordnung und Gruppirung bereits beschrieben wurde. Ueber ihre Grössenverhältnisse bei Antedon rosaceus geben PERRIER und TEUSCHER richtig an, dass von je dreien, zu einer Gruppe gehörigen derjenige sich am meisten zu verlängern vermag, welcher der Spitze des Arms oder der Pinnula am nächsten steht. Ebenso ist ihr Verhalten bei Antedon Eschrichtii, indessen finde ich mitunter in meinen Präparaten auch Contractionszustände, in welchen der mittlere der längere (Fig. 66) ist; in der Regel ist aber auch hier von je dreien der distale der längste, der proximale der kürzeste.

Die innere Höhlung der Tentakel ist eine directe Fortsetzung der Seitenzweige der Wassergefässe; sie ist ausgekleidet von einem bei Antedon Eschrichtii kaum 0,004 Mm. hohen Epithelium. Nach aussen folgt darauf eine dünne Stützlamelle und die Längsmuskulatur. Endlich ist die äussere Oberfläche der Tentakel gebildet von einem je nach dem Contractionszustande derselben verschieden dicken Epithel; bei einem mittleren Streckungsstadium des Tentakels maass ich die Höhe des Epithels zu 0,007 Mm.

Die Oberfläche der Tentakel ist, wie schon JOH. MÜLLER (Nr. 26 p. 222) angiebt, »besetzt mit kleineren cylindrischen am Ende wenig angeschwollenen Fühlerchen«. Nach W. THOMSON (Nr. 38 p. 526) sind dieselben (tubular processes nennt er sie) hohl und steht ihre Höhlung

Digitized by Google

im Zusammenhang mit der Höhlung der Tentakel; sie sind in drei oder vier unregelmässigen Längsreihen auf jedem Tentakel angeordnet; sie sind extensibel und im ausgestreckten Zustand erkennt man, dass ihre Wandung durchscheinend und structurlos ist; im contrahirten Zustande zeigen sie zwei oder drei Ringfurchen auf der Oberfläche; sie endigen mit einem kleinen, dreilappigen Köpfchen. Diese Angaben über Gestalt und Vorkommen der Tentakelpapillen bestätigt PERRIER (Nr. 30 p. 60) und fügt hinzu, dass jedes der drei Läppchen des Köpfchens ein starres, spitzes, glänzendes und äusserst feines Haar trägt, jede Papille also an ihrer Spitze von drei derartigen divergirenden Haaren überragt ist. Nach dem Tode verschwinden nach PERRIER diese Haare. Ferner berichtigt dieser Autor die Angaben THOMSON's in Bezug auf die von jenem behauptete Communication des Hohlraums der Papillen mit dem Hohlraum der Tentakel. Er stellt eine derartige Communication durchaus in Abrede, worin ich ihm vollständig zustimmen muss. Nicht einverstanden aber bin ich mit der Auffassung, welche PERRIER von dem THOMSON-schen Hohlraum der Papillen hat. Er läugnet denselben und beschreibt an seiner Stelle einen glänzenden Faden (filament), der an der zweiten Schicht der Tentakelwand (unserer Muskellage) sein Ende erreiche, dieselbe aber niemals durchsetze. Wir werden im Folgenden sehen, dass meine eigenen Untersuchungen uns an der THOMSON'schen Auffassung der Papillen als hohlen Röhrchen festhalten lassen. Auch GÖTTE (Nr. 7 p. 601) ist derselben Ansicht. Von den Tentakeln des Embryos sagt er: »sie sind mit kleinen, durchsichtigen Röhrchen besetzt, welche ich im Allgemeinen ebenso wie es THOMSON angiebt, gebildet, ferner aber noch am Ende mit feinen Härchen besetzt finde«. Auf die Mittheilungen von MÖBIUS (Nr. 25 p. 144) über die Tentakelpapillen kommen wir bei Besprechung der Function dieser Gebilde. Gehen wir nun zu den eigenen Beobachtungen über den Bau der in Rede stehenden Organe über! Die Wandung der Papillen (Fig. 62, 63, 64) ist, wie THOMSON richtig beschreibt, durchscheinend und structurlos und umschliesst einen Längscanal (den PERRIER mit Unrecht für einen soliden Faden hält). Der Canal erweitert sich, sobald er in der äusseren Epithellage des Tentakels angekommen ist, zu einem nicht immer leicht erkennbaren kugeligen Gebilde, über dessen Natur ich jedoch nichts Sicheres anzugeben vermag. Eine Fortsetzung des Canals in die Muskellage oder durch sie hindurch kommt — wie ich PERRIER durchaus beistimme — niemals vor; es existirt also auch keine Communication zwischen dem Canal der Papille und dem Hohlraum des Tentakels, wie dies THOMSON behauptet hatte. Da die Papillen, wie schon THOMSON angiebt, der Verkürzung und Verlängerung fähig sind, so erklärt sich daraus die sehr ungleiche Länge,



Digitized by Google

die man an ihnen beobachtet. So maass ich bei Antedon Eschrichtii eine ausgestreckte Papille 0,063 Mm. lang und 0,0045 Mm. dick, eine eingezogene aber nur 0,008 Mm. lang mit nur unbedeutend stärkerer Dicke. Die Haare an den Köpfchen der Papillen fehlen in meinen Exemplaren nicht immer, sondern häufig finden sich eins, zwei oder auch drei derselben. Sie haben aber nicht, wie es PERRIER von lebenden Thieren beschreibt, ein starres Aussehen und gerade gestreckte Gestalt, sondern sind unregelmässig verbogen und auch von fast varicöser Form; sie erwecken durch dieses Aeussere den Verdacht, dass sie nichts als Secretfäden sind, die sich natürlich im lebenden Zustande viel anders verhalten als in den Weingeistexemplaren.

Da ich selbst keine Crinoideen lebend zu untersuchen Gelegenheit hatte, bleibt die so eben ausgesprochene Meinung, die als Haare der Tentakelpapillen beschriebenen Gebilde seien Secretfäden, eine Vermuthung, für deren Richtigkeit ich einstweilen keinen zwingenden Beweisgrund beizubringen vermag. Sollte sich indessen diese Muthmassung bewahrheiten, dann sind die Papillen selbst wohl für eine Art Waffen zu erklären, für contractile Organe, welche einen für bestimmte andere Thiere schädlichen Saft abzusondern vermögen; das kugelige Gebilde, in welches der Canal der Papille im Tentakelepithel übergeht, wäre dann vielleicht als Drüse aufzufassen. Doch genug von diesen Vermuthungen! Nur Untersuchungen des lebenden Thieres können hier sicheren Entscheid bringen.

Eine andere Ansicht über die Function der Papillen haben PERRIER, MÖBIUS und GÖTTE. Diese Forscher halten dieselben für Sinnesorgane. PERRIER und GÖTTE halten sie für Tastorgane, ohne aber diese Meinung näher zu begründen. MÖBIUS hingegen macht genauere Angaben. Er sagt von Antedon Sarsii: »Die Pinnulafäden (unsere Tentakel) sind mit cylindrischen Papillen besetzt, auf deren Ende starre Sinneshaare stehen. Im Innern der Papillen lassen sich feine Nervenfasern bis zur Basis dieser Haare verfolgen. Aehnliche Haare stehen auch auf spindelförmigen Zellen des Pinnulakörpers[1]. Zwischen den starren Haaren ist der Pinnulakörper mit Flimmerwimpern bedeckt.« Man ersieht, dass MÖBIUS unsern Papillencanal als ein Bündel feiner Nervenfasern auffasst. Ich habe mich an den Weingeistexemplaren vergeblich abgemüht, an

1) Eigene Beobachtungen über die von MÖBIUS erwähnten Haare des Pinnulakörpers fehlen mir. Sollte PERRIER dieselben vor Augen gehabt haben, als er seine folgende Notiz niederschrieb: »J'ai vu, en particulier sur le bord convexe des festons du bras, quelques longs cils isolés çà et là, flexueux et extrêmement grêles, mais j'ai peine à croire que ces productions fussent de véritables cils vibratiles.« (Nr. 30 p. 51.)

Digitized by Google

Stelle des Canals Fasern zu sehen und wenn selbst Fasern und kein Canal vorhanden wären, so ist die Deutung dieser Fasern als Nervenfasern doch wiederum eine sehr gewagte, so lange nicht der Zusammenhang derselben mit dem Armnerven und seinen Verzweigungen nachgewiesen ist. Sonach dürfte bei dem augenblicklichen Stande der Frage auch die Auffassung der Tentakelpapillen als Sinnesorgane nichts mehr als eine Vermuthung sein, die des Beweises bedarf.

Nachdem wir nunmehr auch die Anfangsgebilde der Wassergefässe, die Tentakel und Tentakelpapillen beschrieben, können wir die Besprechung des Wassergefässsystemes, soweit Theile desselben in den Armen vorkommen, beschliessen. Es erübrigt indessen noch, auf die Angaben anderer Forscher über die Wassergefässe der Arme mit einigen Worten einzugehen. Perrier (Nr. 30 p. 55 sqq.) beschrieb das Wassergefäss wesentlich in folgender Weise: Das Lumen werde umschlossen von zwei Membranen, welche durch einen Zwischenraum, der von glänzenden Fäden durchsetzt sei, von einander getrennt werden. Diese Darstellung der Structur des Wassergefässes ist, wie aus dem oben Mitgetheilten hervorgeht, eine irrthümliche, wie ich schon in meiner ersten Mittheilung hervorhob und auch alle übrigen Autoren, die beiden Carpenter, Greeff, Teuscher, übereinstimmend angeben. Der Irrthum Perrier's klärt sich dadurch auf, dass er keine Querschnitte der Arme anfertigte, sondern die Armrinne in Ansichten von der ventralen Fläche und der Seite her untersuchte. In Fig. 47 findet sich eine Abbildung, welche zeigt, dass Perrier durch optische Schnitte sich hat irre leiten lassen. Es ist dort das Wassergefäss gezeichnet in der Ansicht von der ventralen Seite, also von der Tentakelrinne her, bei verschiedenen Einstellungen des Mikroskopes. In dem oberen Abschnitte der Figur ist das Mikroskop auf die obere ventrale Wand des Wassergefässes eingestellt. Man erblickt das Band der Längsmuskelfasern (die bandelette musculaire Perrier's), sowie die Längsmuskelfasern in der ventralen Wand der Seitenzweige des Wassergefässes. Senkt man nun den Tubus, so erhält man das Bild, welches in dem zweiten, mittleren Theile der Figur schematisch wiedergegeben ist. Dies Bild ist ein optischer horizontaler Längsschnitt durch das Lumen des Gefässes. Man erblickt das Lumen nicht ganz leer, sondern in bestimmten Stellen durchzogen von den senkrecht aufsteigenden Muskelfäden, die uns hier natürlich alle im optischen Querschnitte entgegentreten. Die Vertheilung der Muskelfäden, auf die wir schon einmal aufmerksam machten, lässt sich mit Worten nur umständlich beschreiben und erhellt am besten aus einer Betrachtung der Figur. Nur darauf sei hier besonders hingewiesen, dass jeder der Einzelbezirke, in welchem wir die Muskelfäden erblicken,

Digitized by Google

sich gegen das Lumen des Wassergefässes hin bogenförmig und ziemlich scharf abgrenzt. Senken wir jetzt den Tubus des Instruments noch tiefer, so sehen wir, wie das Lumen des Gefässes sich nach der Tiefe, also dorsalwärts, rasch verengt durch schräges Abfallen seiner seitlichen Wände und es tritt endlich, wie im unteren, dritten Abschnitt unserer Abbildung dargestellt ist, die untere, dorsale Wand des Wassergefässes in das Sehfeld. Wir sehen diese Wand frei von Muskelfasern, und bemerken ferner, dass ihre seitliche Begrenzung der Lage nach genau zusammenfällt mit der inneren Begrenzung der Bezirke der senkrecht aufsteigenden Muskelfäden, auf welche wir vorhin aufmerksam wurden. Vergleichen wir nunmehr die Bilder, in denen uns je nach der Einstellung des Instruments das Wassergefäss entgegentritt, mit den Beschreibungen und Abbildungen Perrier's, so scheint es zweifellos, dass derselbe diese verschiedenen Bilder nicht richtig auseinander gehalten hat und namentlich dadurch, dass er die seitliche Begrenzung der dorsalen Wand des Gefässes zusammenwarf mit der inneren Begrenzung der Bezirke der senkrechten aufsteigenden Muskelfäden, zu der irrigen Vorstellung kam, es werde das eigentliche Lumen des Wassergefässes umschlossen von zwei von einander abstehenden Wänden. Das was Perrier also als eigentliches Lumen des Gefässes betrachtet, ist in Wirklichkeit nur der von senkrechten Muskelfäden freie, mittlere Theil des Lumens. Greeff (Nr. 12 p. 22) glaubt den Irrthum Perrier's dadurch erklären zu können, dass er annimmt, derselbe habe die beiden übereinander gelegenen Gefässe, Nervengefäss und Wassergefäss, als ineinander geschachtelt angesehen. Nun liegt aber in Wirklichkeit das von Perrier entdeckte Längsmuskelband des Wassergefässes unter dem Nervengefäss und, wie Perrier selbst richtig beschreibt und zeichnet, über dem Lumen des Wassergefässes. Hätte nun Perrier, wie Greeff annimmt, das Nervengefäss in das wirkliche Wassergefäss hineinverlegt, so hätte er den ziemlich groben Fehler begangen, dass er ein Gefäss (nämlich das Nervengefäss), welches in Wirklichkeit über dem Muskelbande liegt, darunter verlegt habe. Auch lässt sich der von Perrier beobachtete und abgebildete Zusammenhang zwischen dem Hohlraum der Tentakel und seinem (Perrier's) Lumen des Wassergefässes mit der von Greeff gemachten Annahme nicht vereinbaren. Vergleicht man insbesondere die Fig. 8 auf Pl. III der Perrier'schen Abhandlung, so erklärt sich seine irrthümliche Auffassung am einfachsten in der bereits erörterten Weise dadurch, dass das Nervengefäss ihm unbekannt geblieben ist, dass er hingegen die bei einer gewissen Einstellung ziemlich scharfe Begrenzung der Bezirke der senkrechten Muskelfäden des Wassergefässes

Digitized by Google

für den Ausdruck einer besonderen das Lumen des Gefässes zunächst umschliessenden Wandung genommen habe.

Eine ganz besonders zur Prüfung auffordernde Ansicht hat Semper über die Wassergefässe der Arme aufgestellt. Er sprach den Crinoideen überhaupt den Besitz eines Wassergefässsystemes ab. In seinem Holothurienwerke (Nr. 34 p. 196 u. 257) äusserte er diese Ansicht allerdings nur vermuthungsweise, aber in einer später erschienenen Abhandlung (Nr. 36 p. 60) läugnet er ein eigentliches Wassergefässsystem auf das Entschiedenste. Hier ist nur der Ort das Vorhandensein eines Wassergefässes in den Armen der Crinoideen nachzuweisen, auf das Verhalten in der Scheibe komme ich später zu reden. Bei der Uebereinstimmung, welche in dieser Hinsicht zwischen meinen eigenen Beobachtungen und denjenigen von W. B. Carpentr, Greeff, Teuscher und insbesondere von P. H. Carpenter herrscht, kann an der wirklichen Existenz der Wassergefässe in den Armen der Crinoideen auch nicht mehr der geringste Zweifel bestehen. Es erklärt sich der Widerstreit, in welchem Semper's Meinung mit den Beobachtungen Anderer steht, dadurch, dass demselben das wahre Wassergefäss der Arme unbekannt geblieben war und er der Joh. Müller'schen Auffassung folgte, welcher, gleichfalls mit dem wahren Wassergefäss unbekannt, den Canalis ventralis als Tentakelcanal bezeichnete. Betrachten wir Joh. Müller's Figuren (Copie Fig. 1 und 2) und vergleichen wir sie mit meinen eigenen Abbildungen, sowie denjenigen der oben genannten Autoren, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass, wie W. B. Carpenter zuerst ausgesprochen hat, Joh. Müller den wahren Tentakelcanal (das Wassergefäss) nicht gekannt hat, und dass der obere der Müller'schen Canäle unserem Canalis ventralis, der untere unserem Canalis dorsalis entspricht [1]. In Semper's Abbildung ist das Wassergefäss gar nicht eingetragen. Dort aber, wo wir dasselbe nach unseren jetzigen Kenntnissen suchen, also über dem Ventralcanal (Semper's Tentakelcanal) giebt Semper einen Strang $x$ an, den er mit Perrier's bandelette musculaire identificirt und in welchem er den Armnerven vermuthet. Bereits oben sahen wir, dass diese Auslegung des von Semper beobachteten Stranges

1) In der einen der beiden von ihm gegebenen Abbildungen zeichnet Joh. Müller sogar nur einen einzigen Canal. Dies erklärt sich wohl dadurch, dass das betreffende Exemplar, an welchem Joh. Müller seine Untersuchung angestellt hat, nicht gut conservirt war. Ich habe selbst Exemplare vor mir gehabt, deren Weichtheile wahrscheinlich durch zu starken Weingeist derart geschrumpft waren, dass an den Querschnitten durch den Arm sämmtliche über dem Dorsalcanal gelegenen Theile zu einer compacten Masse zusammengedrängt erschienen. In jener Abbildung Joh. Müller's ist also der einzige eingezeichnete Canal als Dorsalcanal zu deuten.

Digitized by Google

nicht festgehalten werden kann. Was aber ist denn nun der Strang $x$? W. B. CARPENTER (Nr. 4 p. 7) und ich selbst (Nr. 21 p. 362) vermutheten, es sei derselbe vielleicht das collabirte Wassergefäss, indessen hat sich diese Vermuthung als fälschlich erwiesen durch die Untersuchungen, welche P. H. CARPENTER (Nr. 2 p. 581) an den Originalexemplaren SEMPER's anstellte. Derselbe fand [1], dass der Strang $x$ nichts anderes ist als eine pigmentirte zellige Verdickung des Gewebes, welches dorsalwärts das Wassergefäss von dem Ventralcanal trennt; ferner stellt diese zellige Verdickung keinen continuirlichen Strang dar, sondern ist häufig unterbrochen. Bei den von mir untersuchten Arten fand ich nur bei der einen aus der Bai von Bengalen stammenden Antedon-Art und zwar bei einem männlichen Exemplare eine ähnliche unterbrochene pigmentirte (zellige?) Masse in der Bindegewebsschicht zwischen Wassergefäss und Ventralcanal sowohl im Arm als in der Pinnula [2].

In der Nachbarschaft der Wassergefässe des Arms und der Pinnula finden sich bekanntlich die schon von JOH. MÜLLER erwähnten im Leben dunkelrothen, an den Weingeistexemplaren meist gelbbraunen kugeligen Gebilde (calcareous glands W. THOMSON, corps sphériques PERRIER, saccular organs W. B. CARPENTER). Da wir denselben aber nicht nur an den Armen und Pinnulae begegnen, sondern auch an der Scheibe und ich dort zugleich Beobachtungen anzuführen habe, die für die Frage nach ihrer Bedeutung nicht unwichtig sind, so unterlasse ich es, hier auf dieselben näher einzugehen. Ihre Lagerung in den Armen und Pinnulae erhellt hinreichend aus den Abbildungen.

### Die Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme.

In diesem Capitel behandeln wir zunächst nur diejenigen beiden Hauptabschnitte der Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme, welche wir oben als Canalis ventralis (= subtentacularis CARPENTER) und Canalis dorsalis (= coeliacus CARPENTER) kennen gelernt haben. Den dritten Hauptabschnitt, den Canalis genitalis, werden wir im nächsten Capitel im Verein mit den Geschlechtsorganen betrachten.

1) Ich hatte Gelegenheit, mich selbst an den SEMPER'schen und CARPENTER'schen Präparaten von meinem früheren Irrthum in der Auslegung des Stranges $x$ zu überzeugen.

2) TEUSCHER hat der SEMPER'schen Abbildung eine Deutung unterlegt, die durchaus irrthümlih ist. Er ist der Meinung, SEMPER's Tentakelcanal (also der Ventralcanal) sei wirklich das Wassergefäss, hingegen die nach SEMPER bei Actinometra armata in den Arm hineinreichenden Verlängerungen der Ovarien seien die mit zufällig hineingerathenen Eiern erfüllten »Seitengefässe« (die beiden Hälften des Ventralcanals).

Digitized by Google

Was den Canalis ventralis betrifft, so ist derselbe von einem deutlichen Epithel ausgekleidet, welches bei Antedon Eschrichtii ein niedriges Cylinderepithel ist von 0,004 Mm. Höhe. Die Stränge, welche den Ventralcanal häufig durchziehen, verlaufen in der verticalen Mittelebene des Armes, verbinden also die Mitte der ventralen Wand des Ventralcanals mit der Mitte seiner dorsalen Wand. Auf Querschnitten erwecken diese Stränge den Anschein eines Septums, welches den Ventralcanal in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. An Längsschnitten aber erkennt man am besten den wahren Sachverhalt. Man sieht dort, wie hintereinander verschieden breite Gewebszüge aufsteigen, die zwischen sich ungleich grosse Lücken lassen. W. B. CARPENTER (Nr. 5 Pl. IX, Fig. 7) hat diese Verhältnisse von Antedon rosaceus bereits richtig dargestellt. Unsere Abbildung (Fig. 3) bezieht sich auf Antedon Eschrichtii. Die Septalstränge, wie wir die in Rede stehenden Gebilde nennen wollen, bestehen in ihrer Masse aus Bindegewebe und sind mit demselben niedrigen Cylinderepithel überkleidet, wie die Wandung des Ventralcanals überhaupt. Wir werden später sehen, dass die Leibeshöhle der Scheibe von ähnlichen Gewebszügen in noch viel grösserem Maasse nach allen Richtungen durchsetzt wird. Eine andere Bedeutung als diejenige von Haltebändern für die anliegenden Organe wird diesen Strängen wohl nicht beizumessen sein. Da auch dort, wo sie nie vermisst werden, wie z. B. im Arm von Antedon Eschrichtii, ihre Entwicklung eine sehr unregelmässige ist, so dürfen wir uns nicht wundern, wenn sie in anderen Fällen überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen sind. So finden sie sich bei Antedon rosaceus im Arme ziemlich stark entwickelt, sehr schwach aber in den Pinnulae, bei Antedon Eschrichtii sind sie auch im letzteren Orte wohl ausgebildet. Bei Actinometra trachygaster und Act. Bennettii fehlen sie im Arme. Von den zwei nicht näher bestimmten Antedon-Arten aus der Bai von Bengalen fehlen sie der einen im Arme, während sie bei der anderen vorhanden sind. Dieselbe Unregelmässigkeit ihres Vorkommens beobachtete P. H. CARPENTER (Nr. 2 p. 584 und 583); er fand sie im Arme von Actinometra nigra, vermisste sie aber bei Act. armata. Der Ventralcanal wurde von JOH. MÜLLER zuerst beobachtet, aber irrthümlicher Weise für den Tentakelcanal (= Wassergefäss) gehalten; SEMPER hielt an dieser Ansicht fest und nannte gleichfalls den Ventralcanal Tentakelcanal [1]).

Der Dorsalcanal hat keine derartigen Septalstränge aufzuweisen,

1) SEMPER erklärt die Buchstabenbezeichnung *ct* des Ventralcanals in seiner Figur ausdrücklich als Tentakelcanal; es ist also die Bemerkung TEUSCHER's, er finde bei SEMPER keine Erklärung der Buchstaben *ct*, zu berichtigen.



wenigstens wurden solche bei den untersuchten Arten nicht beobachtet[1]). Das Epithel ist auch hier ein cylindrisches; ich maass es bei Antedon Eschrichtii im Arme ebenso hoch als im Ventralcanal, nämlich 0,004 Mm. Die einzelnen Zellen waren nicht scharf in ihrer gegenseitigen Abgrenzung zu erkennen, ihre Kerne sind rund oder wenig länglich, etwa 0,0028 Mm. gross und stehen 0,001 Mm. von einander ab. Ist sonach das Verhalten des Dorsalcanals, soweit wir ihn bis jetzt betrachtet haben, ein einfaches, so finden sich dennoch besondere Organe in ihm, die einer nähern Beschreibung bedürftig sind. Es sind dies eigenthümliche Wimperorgane, die im Allgemeinen die Gestalt kleiner Blindsäckchen haben. Ferner trifft man im Dorsalcanal öfters auf unregelmässig geformte Massen desselben Gerinnsels, dessen ich beim Nervengefäss Erwähnung gethan. Auch P. H. Carpenter (Nr. 2 p. 578) fand dasselbe im Ventral- und Dorsalcanal.

## Die Wimpersäckchen.

Die Wimpersäckchen werden gebildet durch blinde Ausstülpungen der dorsalen Wand des Canalis dorsalis; ihr blindes Ende liegt der ventralen Seite der Kalkglieder unmittelbar auf, ihre Oeffnung mündet in den Hohlraum des Dorsalcanals. Dieselben fanden sich bei den untersuchten Arten (Pentacrinus caput Medusae nicht ausgenommen) in den Pinnulae und liegen dort gruppenweise zusammen, so dass auf jedes Glied der Pinnula eine Gruppe kommt. Die Anzahl der je eine Gruppe bildenden Wimpersäckchen ist selbst bei derselben Art und an derselben Pinnula keine constante. In Fig. 17 ist eine Gruppe der Wimpersäckchen aus der Pinnula von Antedon Eschrichtii dargestellt. Man erblickt die Gruppe von dem Hohlraum des Dorsalcanals her und sieht in die Oeffnungen der einzelnen neben- und hintereinander gelegenen Säckchen hinein. Die Abbildung ist entnommen von einem horizontalen Längsschnitt durch die Pinnula. Man sieht jede Oeffnung umgeben von einem gewulsteten Rand, der sich nach aussen allmälig abflacht. Nach der Spitze und der Basis der Pinnula hin (in der Abbildung also nach oben und unten) findet die Gruppe der Wimpersäckchen ihre Begrenzung durch die sich dort erhebenden, die Kalkglieder gegen einander bewegenden Muskelmassen. Auf die seitlichen Wände des Dorsalcanals greifen die Wimperorgane nicht über. P. H. Carpenter, welcher, nachdem ich zuerst diese Organe beschrieben, ihr Vorkommen bestätigte, giebt an, sie auch vereinzelt im Arme von Antedon Eschrichtii

1) Nur einmal fand ich im Dorsalcanal des Arms von Antedon Eschrichtii, ganz in der Tiefe desselben einige Bindegewebszüge, die sich quer durch das Lumen hindurch spannten.

Digitized by Google

gefunden zu haben (Nr. 2 p. 579). GREEFF und TEUSCHER sind die Wimpersäckchen unbekannt geblieben.

Ihre feinere Structur ist die folgende (Fig. 18). Nach aussen wird jedes Wimperorgan gebildet von einer feinen structurlosen Tunica propria, welche das Organ gegen das Kalkglied und das unter dem Epithel des Canalis dorsalis gelegene Bindegewebe abschliesst. Nach innen ist die Tunica propria bekleidet von einem hohen Wimperepithel, welches die ganze Innenseite des Säckchens mit Ausnahme des Bodens desselben besetzt. Hier, am Boden des Blindsäckchens, finden sich statt der hohen wimpernden Cylinderzellen einige wenige, blasige Zellen, welche im Gegensatz zu jenen keine Wimpern tragen und deren Kerne der Zellwand angedrängt liegen. Der Rand der Oeffnung des Blindsäckchens erhebt sich über das Niveau der Wandung des Dorsalcanals zur Bildung eines Ringwulstes, dessen Zellen weiterhin nach aussen allmälig übergehen in die niedrigen Epithelzellen des Canalis dorsalis. Die Zellen des Ringwulstes gleichen in ihrer Gestalt noch vollständig den hohen Cylinderzellen des Säckchens, nur vermochte ich keine Wimpern an ihnen wahrzunehmen. Bei Antedon Eschrichtii sind die Dimensionen der erwähnten Theile die folgenden. Das ganze Organ ist durchschnittlich 0,048 Mm. breit und 0,052 Mm. hoch; die Oeffnung des Säckchens misst 0,025—0,03 Mm. im Durchmesser; die blasigen Zellen auf dem Grunde des Säckchens sind 0,02 Mm. breit, 0,012 Mm. hoch mit 0,003 bis 0,004 Mm. grossen Kernen; die cylindrischen Zellen der Seitenwandung sind 0,012—0,013 Mm. hoch, 0,003 Mm. breit, ihre Kerne sind 0,002—0,003 Mm. lang und mit einem Kernkörperchen versehen; die Wimpern der Cylinderzellen haben eine Länge von 0,004—0,006 Mm. Da wo der Ringwulst der Oeffnung sich allmälig abflacht, nehmen seine Zellen immer mehr an Grösse ab bis sie schliesslich übergehen in die nur 0,004 Mm. hohe Zellenbekleidung des Dorsalcanals.

Wozu dienen nun diese eigenthümlichen Wimpersäckchen des Dorsalcanals, die wir soeben in ihrer Structur kennen gelernt haben? Auf diese Frage lässt sich nur vermuthungsweise antworten, dass sie eine lebhaftere Bewegung der Leibeshöhlen-Flüssigkeit im Dorsalcanal unterhalten, indessen dürfte damit, wie die blasigen Zellen auf dem Grunde der Säckchen wahrscheinlich machen, ihre physiologische Bedeutung noch nicht erschöpft sein. Mit grösserer Sicherheit lässt sich die morphologische Bedeutung der Wimpersäckchen feststellen. Zu diesem Zwecke müssen wir uns zu einer Gruppe von Echinodermen wenden, die in fast allen Beziehungen sich sehr weit von den Crinoideen entfernt, in diesem Puncte aber in überraschendster Weise eine Uebereinstimmung mit denselben zeigt. Es sind dies die Synaptiden, jene

Digitized by Google

bekannten fusslosen, zum Theile zwittrigen Holothurienformen. Bei ihnen allein unter allen Echinodermen sind bis jetzt besondere Wimperorgane aus der Leibeshöhle beschrieben worden. Nachdem dieselben von MERTENS bei Chirodota entdeckt worden waren, beschrieb sie JOH. MÜLLER (Nr. 28) bei Synapta näher und verglich ihre Gestalt mit derjenigen eines Füllhorns oder eines Pantoffels. Gleich darauf schilderte LEYDIG (Nr. 20a p. 512) ihren Bau bei Synapta digitata ausführlicher folgendermassen: »Im frischen Zustande sehe ich das Füllhorn ausgekleidet von einer feinkörnigen Masse, die einzelne dunklere Pünctchen einschliesst, Essigsäure trübt die Masse und wandelt sie in kleine Zellen um. Dieses sind die Flimmerzellen, deren feine Cilien nach einwärts schlagen. Aus der Tiefe des Füllhorns aber ragt ein Zellenhaufen hervor, der als Knopf in das Lumen vorspringt, nicht flimmert und schon ohne Essigsäure deutlich seine zellige Natur erkennen lässt. Die Zellen sind rundlich, haben einen Kern, übertreffen an Grösse die Wimperzellen und manche davon sind mitunter von demselben röthlichen Pigmente erfüllt, wie die Zellen der äusseren Haut des Darmes. Die flimmernden und die flimmerlosen Zellen grenzen sich scharf ab gegen die glashelle, homogene, mit einzelnen Kernen besetzte Membran des Füllhorns und letztere geht continuirlich über in den Stiel des Organs.« Aus einem Vergleich dieser Schilderung LEYDIG's mit den oben gemachten Angaben über die Wimpersäckchen der Crinoideen geht ohne Weiteres die Uebereinstimmung im Baue beider Gebilde hervor. Ein Unterschied zwischen beiden liegt darin, dass die pantoffelförmigen Organe der Synapta gestielt, die Wimpersäckchen der Crinoideen aber sitzend sind — ein Unterschied, dem keine wesentliche Bedeutung beizumessen ist. LEYDIG hält im weiteren Verlaufe seiner Abhandlung jenen Stiel für ein Gefäss und ist der Meinung, die pantoffelförmigen Organe stellten freie, offene Enden der Blutgefässe in die Leibeshöhle dar. Wäre dem wirklich so, dann wäre ein Vergleich dieser Organe mit den Wimpersäckchen der Crinoideen nicht durchzuführen; bei letzteren nämlich konnte niemals eine Fortsetzung der Säckchen in Gefässe wahrgenommen werden, stets waren sie blindgeschlossen und auch in ihrer Umgebung waren niemals Gefässe zu sehen. Die Schwierigkeit, die sonach vorzuliegen scheint, wird aber beseitigt durch die Beobachtungen SEMPER's (Nr. 34 p. 34 und 36), der auf das Bestimmteste versichert, die Wimperorgane der Synaptiden stets ohne alle Verbindung mit Gefässen, den Stiel aber stets nur aus Bindegewebe gebildet gefunden zu haben. Auch JOH. MÜLLER (Nr. 28 p. 4) hat bereits der Auffassung LEYDIG's im selben Sinne, wie später SEMPER, widersprochen.

Ist demzufolge der Bau der pantoffelförmigen Wimperorgane der

Digitized by Google

aptiden im Wesentlichen derselbe wie derjenige der Wimpersäckchen den Crinoideen, so fragt sich nun noch, ob auch der Ort ihres Vorommens der Homologisirung beider Gebilde keine Schwierigkeiten beet. Bei den Synaptiden sitzen sie meist auf den Mesenterien, in nigen Fällen aber treten sie auf die Körperwand über (Nr. 34 p. 34). zteres Verhalten beweist, dass ihrem Vorkommen auf den Mesenien keine principielle Bedeutung beizulegen ist und wir allgemein Wandung der Leibeshöhle als den Ort ihres Vorkommens bezeichnen nnen. Der Dorsalcanal der Arme der Crinoideen aber ist nichts anes als ein Abschnitt der Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme; o kommen auch die Wimpersäckchen der Crinoideen an wesentlich selben Stelle vor, wie die betreffenden Organe der Synaptiden, nämn an der Wandung der Leibeshöhle.

Bei der Uebereinstimmung, welche sich also in Bau und Ort des kommens zwischen den in Rede stehenden Organen der Synaptiden Crinoideen ergeben hat, erscheint es als völlig gerechtfertigt, dieben als morphologisch gleichwerthige Gebilde anzusprechen. Da sich se eigenthümlichen Wimperorgane nunmehr bei zwei so sehr weit einander stehenden Echinodermengruppen, wie es die Synaptiden die Crinoideen sind, gefunden haben, ist zu erwarten, dass es teren Untersuchungen gelingen wird, dieselben Gebilde auch noch anderen Echinodermen aufzufinden.

## Der Canalis genitalis und die Generationsorgane.

Die horizontale Scheidewand, welche Ventralcanal und Dorsalcanal einander trennt, schliesst in sich ein den dritten Abschnitt der Fortzung der Leibeshöhle in die Arme. Wegen seiner Beziehung zu den schlechtsorganen nennen wir denselben, wie bereits gesagt wurde, Genitalcanal. Derselbe tritt uns auf vielen Schnitten in vollständiger geschlossenheit von dem über ihm gelegenen Ventralcanal und dem er ihm gelegenen Dorsalcanal entgegen. In anderen Fällen aber ht sein Hohlraum durch unregelmässig geformte Lücken in seiner salen oder ventralen Wand mit jenen beiden anderen Canälen oder h nur mit einem derselben in offener Verbindung. Derselbe ist ausleidet von demselben niedrigen Cylinderepithel, welches uns bereits Ventralcanal und im Dorsalcanal begegnete; auch die erwähnten bindungsstücken sind damit ausgekleidet. Bei diesem Verhalten der Ventralcanal, Dorsalcanal und Genitalcanal unterschiedenen Hohlme unterliegt es keinem Zweifel, dass wir in ihnen nur besondere schnitte eines morphologisch einheitlichen Hohlraums sehen können da alle drei Abschnitte, wie wir später sehen werden, in Zusammen-

Digitized by Google

hang mit der Leibeshöhle der Scheibe stehen, so ist dieser einheitliche Hohlraum nichts anderes als die Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme. Auf die entgegenstehende irrthümliche Ansicht Teuscher's, welcher in jenen drei Canälen nicht Theile der Leibeshöhle erblickt, sondern Dorsal- und Ventralcanal als Blutgefässe, den Genitalcanal aber als eine mit jenen in Communication stehende Bindegewebslücke bezeichnet, werden wir bei der Scheibenanatomie näher einzugehen haben. Wenden wir uns vielmehr jetzt zu den im Genitalcanal gelegenen Generationsorganen.

Die Crinoideen sind bekanntlich getrenntgeschlechtliche Thiere und entwickeln ihre Geschlechtsproducte in den Pinnulae, welche zur Zeit der Geschlechtsreife eine bedeutende Anschwellung erfahren. Lange glaubte man, dass die Geschlechtsorgane der einzelnen Pinnulae in keiner Verbindung mit einander stünden und erblickte in diesem vermeintlichen Vorkommen sehr zahlreicher, durchaus von einander getrennter Geschlechtsorgane bei den Crinoideen einen bedeutenden Gegensatz zwischen ihnen und den übrigen Echinodermen. Seit aber W. B. Carpenter (Nr. 3, 4, 5) und Semper (Nr. 36) gezeigt haben, dass derjenige Strang, den Joh. Müller als den Nerven des Arms beschrieben hatte, in Wirklichkeit kein Nerv, sondern ein Verbindungsstrang zwischen den Generationsorganen der Pinnulae ist, ist auch jener Gegensatz zu dem Verhalten der übrigen Echinodermen geschwunden. Jener Strang (der Müller'sche Armnerv) verläuft in dem Genitalcanal und giebt in jede Pinnula einen Ast ab, der dort dieselbe Lagerung hat, wie der Strang im Arme. Zur Zeit der Geschlechtsreife entwickeln sich — wenigstens verhalten sich so die Antedon- und Actinometra-Arten — nur in den in den Pinnulae gelegenen Aesten[1]) die Eier oder Samenfäden, in dem im Arme gelegenen Strang aber findet keine Reifung von Geschlechtsproducten statt. Es hat also dann das Generationsorgan jedes Armes die Gestalt eines langgestreckten Stranges, an welchem rechts und links sich Aeste abzweigen, in welchen die Geschlechtsproducte reifen. Wir haben nunmehr den feineren Bau der Geschlechtsorgane und zwar zuerst des im Arme befindlichen Stranges, dann der in die Pinnulae eintretenden Aeste zu betrachten.

Was zunächst den Strang betrifft, so ist derselbe keineswegs ein

1) Eine geringe Modification dieses Verhaltens haben wir durch Semper bei Actinometra armata kennen gelernt. Es sendet dort jeder Ast des Genitalstranges, nachdem er in der Pinnula angekommen ist, an derjenigen Stelle, wo er zum reifen Generationsorgan anschwillt, einen rückläufigen Blindsack in den Arm, in welchem sich gleichfalls Geschlechtsproducte entwickeln. (Vergl. Semper's Fig. 2 [Nr. 35 p. 261].)

Digitized by Google

einfacher solider Faden, sondern er besteht aus zwei ineinander geschachtelten Hauptheilen. Von letzteren ist der centrale derjenige, welcher den eigentlichen Genitalstrang oder, wie wir besser sagen, die Genitalröhre darstellt. Die Genitalröhre liegt selbst wieder im Innern eines Blutgefässes und dieses ist der zweite der vorhin angedeuteten Hauptheile des Stranges. Diese Verhältnisse werden sich am leichtesten mit Hülfe der betreffenden Abbildungen klar beschreiben lassen (Fig. 13 und 14). Wir erblicken dort die Achse des ganzen Stranges eingenommen von einem dünnwandigen Schlauche, der Genitalröhre. Dieselbe hat im Arme von Antedon Eschrichtii einen wechselnden Durchmesser von 0,02—0,04 Mm. Die Wandung dieser Röhre ist besetzt mit 0,0075—0,0085 Mm. grossen Zellen, welche in das Lumen vorspringen und dasselbe häufig bis zur Unkenntlichkeit verengern. In letzterem Falle gewährt die Röhre das Bild eines soliden Zellstranges. Bei den Grössenverhältnissen der Wandungszellen können wir auf jedem Querschnitte immer nur eine beschränkte Anzahl derselben sehen, da schon 4—5 Zellen genügen, um die Wandung rings zu bekleiden. Die einzelnen Zellen liessen einen circa 0,006 Mm. grossen runden Kern mit kleinem runden Kernkörperchen erkennen. Wir werden nachher sehen, dass diese Zellen es sind, aus welchen sich in den Pinnulae die Geschlechtsproducte entwickeln. In demjenigen Exemplare, an welchem obige Messungen angestellt wurden, fanden sich in den Pinnulae fast zur völligen Reife entwickelte Eier. Wir haben also in diesem Falle in den beschriebenen Zellen der Genitalröhre nicht zur Entwicklung gekommene Eikeime vor uns. Ob sich in männlichen Exemplaren die Zellen der Genitalröhre des Armes anders verhalten, bedarf noch der Untersuchung. Auf der äusseren Oberfläche der Genitalröhre befindet sich keine Epithellage, sondern es gehen von ihr meist spindelförmige, mitunter auch verästelte Zellen ab, welche die ganze Genitalröhre im Innern eines sie rings umgebenden Blutgefässes frei aufhängen. Dies Blutgefäss nennen wir das Genitalgefäss oder auch den Genitalschlauch. Dasselbe besitzt eine dünne, fein längsgefaserte Wandung, welcher nach innen in weiten Abständen vereinzelte Ringmuskelfasern aufliegen. Aussen ist das Gefäss von einem Epithel überkleidet; ein deutlicher innerer Zellbelag fehlt indessen. Zwischen der Wand des Genitalgefässes und der in ihm liegenden Genitalröhre befindet sich der Blutraum, welcher von den bereits erwähnten spindelförmigen oder verästelten Zellen durchsetzt wird. Wir sehen also, dass der Genitalstrang des Arms (der Nerv Joh. Müller's) einen ziemlich complicirten Bau hat, dessen bemerkenswerthester Punct die Lage der eigentlichen Genitalröhre im Innern eines Blutraumes ist. Betrachten wir den Genitalstrang als ein einheitliches

Digitized by Google

Organ, so haben wir von aussen nach innen der Reihe nach die folgenden Schichten: 1) das äussere Epithel, 2) die langgefaserte Bindegewebsschicht und die Ringmuskelfasern, 3) der Blutraum durchsetzt von spindelförmigen und verästelten Zellen, 4) die innere bindegewebige Membran, 5) das innere Epithel, dessen Zellen sich zu den Geschlechtsproducten zu entwickeln vermögen.

Vergleichen wir nunmehr diesen Bau des Genitalstranges im Arme der Crinoideen mit dem Bau der Geschlechtsorgane anderer Echinodermen, so treffen wir auf eine beachtenswerthe Uebereinstimmung. Nicht von allen Echinodermengruppen besitzen wir eine genaue Darstellung von der Structur der Generationsorgane. Am genauesten sind die Angaben Semper's (Nr. 34 p. 143), welche sich auf Holothurien beziehen. Dieselben lassen ohne Weiteres einen Vergleich mit den Crinoideen zu. Er beschreibt die Zusammensetzung der Geschlechtsorgane der Holothurien folgendermassen: Zu äusserst ein wimperndes, kleinzelliges Epithel, dann eine einfache Ringmuskelfaserlage, darauf folgend eine verschieden mächtige Bindegewebsschicht und endlich ein inneres Epithel, aus welchem sich Eier und Spermatozoen entwickeln. Nimmt man zu den angeführten Schichten nun noch hinzu, dass gleichfalls nach Semper's Untersuchungen bei vielen Holothurien in der Bindegewebsschicht Blutgefässe verlaufen, »die nichts weiter zu sein scheinen, als einfache von keinem Epithel ausgekleidete Lücken und an deren Stelle sich bei Stichopus variegatus nur ein einziger grosser Blutraum findet, welcher von verästelten Zellen nach allen Richtungen hin durchzogen wird«, so haben wir ganz dieselbe Zusammensetzung der Generationsorgane wie bei den Crinoideen. Insbesondere wird diese Uebereinstimmung augenscheinlich, wenn man mit meinen Abbildungen (Fig. 13 und 14) die Fig. 12 Taf. XXXV des Semper'schen Holothurienwerkes vergleicht, woselbst ein Schnitt durch die Wandung des Eierstocks von Stichopus variegatus dargestellt ist. Aber nicht nur die Holothurien zeigen uns, dass die Crinoideen im Baue ihrer Geschlechtsorgane sich nicht wesentlich von den übrigen Echinodermen unterscheiden; auch von den Asterien sind uns durch Hoffmann und Greeff ganz ähnliche Verhältnisse bekannt geworden. Beide Forscher heben die eigenthümliche Betheiligung der Blutgefässe am Bau der Geschlechtsorgane hervor. So sagt Greeff (Nr. 11 p. 166): »Nach dem Eintritt in die Geschlechtsorgane verzweigen sich die Gefässe nicht durch fortgesetzte Theilung zu feineren Canälen und Canalnetzen, sondern die Hauptzweige erweitern sich sackartig und nehmen die Lappen und Läppchen der Geschlechtsdrüse, diese vollständig umhüllend, auf.« Aehnlich drückt sich Hoffmann (Nr. 16 p. 19, 20) aus. Nicht unerwähnt

Digitized by Google

möge ferner bleiben, dass sich im Blutraum des Genitalstranges der Crinoideen ausser den spindelförmigen und verästelten Zellen auch noch kugelige, körnige Gebilde (Fig. 16) finden, in denen ein Kern nicht mit Sicherheit wahrzunehmen war, die aber im Uebrigen ganz den von SEMPER (Nr. 34, Taf. XXXV, Fig. 12) aus dem Blutraum des Eierstocks von Stichopus variegatus abgebildeten sogenannten Schleimzellen glichen. Dieselben maassen bei Antedon Eschrichtii durchschnittlich 0,02 Mm.

Indem ich wiederholt die Uebereinstimmung im Bau des Genitalstranges der Crinoideen mit demjenigen der Geschlechtsorgane anderer Echinodermen hervorhebe, gehe ich weiter und komme zu den Zweigen, welche der Genitalstrang in die Pinnulae sendet (Fig. 10, Fig. 15). Vor dem Eintritt der Geschlechtsreife verhalten sich diese Zweige ganz ebenso wie der Genitalstrang des Armes. Sobald aber in ihnen die Eier oder Samenfäden zu reifen beginnen, ändert sich die Sachlage. Mit der Entwicklung der Zellen des inneren Epithels zu Eiern oder Samenfäden ist nothwendigerweise eine Massenzunahme des ganzen Organs verbunden. Dieselbe macht sich schon äusserlich an den Pinnulae bemerkbar, durch die längst bekannte Anschwellung, welche dieselben zur Zeit der Geschlechtsreife erfahren. Machen wir durch eine derartige angeschwollene Pinnula Schnitte, so erkennen wir leicht, dass derjenige Theil des Genitalstranges, den wir oben als die eigentliche Genitalröhre unterschieden hatten, eine bedeutende Ausdehnung erhalten hat. Der Schnitt, der unserer Abbildung (Fig. 10) zu Grunde liegt, ist durch die Pinnula eines weiblichen Antedon Eschrichtii geführt. Wir sehen, dass die Zellen, welche den inneren Hohlraum des Geschlechtsorgans auskleiden, sich zu Eiern entwickelt haben, die sich in verschiedenen Reifezuständen befinden. Nach aussen wird die Schicht der jüngeren und älteren Eier umhüllt von der Wandung des Geschlechtsorgans, an welcher wir bei stärkerer Vergrösserung zwei Lamellen, eine innere und eine äussere, *unterscheiden* können. Der diese beiden Lamellen trennende *Zwischenraum* ist die Fortsetzung des Blutraumes, den wir in der Wand des Genitalstranges kennen gelernt haben. Am deutlichsten wird der Zusammenhang der Schichten des Genitalstranges des Armes mit denjenigen der Geschlechtsorgane der Pinnulae an Längsschnitten, welche so durch die Ansatzstelle der Pinnula an den Arm geführt sind, dass die Uebergangsstelle des Seitenzweiges des Genitalstranges in das reife Geschlechtsorgan getroffen wurde. Die Abbildung (Fig. 15) macht eine weitere Auseinandersetzung überflüssig. Man sieht dort besonders deutlich, dass der Blutraum des Genitalstranges durch die



Digitized by Google

sich ausdehnende Masse der Eier immer mehr verengt wird. Aber auch die übrigen benachbarten Hohlräume werden durch die Anschwellung des Geschlechtsorgans verkleinert, wie wir an dem Querschnitt (Fig. 10) sehen, woselbst sowohl der Genitalcanal, als auch Dorsal- und Ventralcanal eine beträchtliche Verminderung ihres Lumens zeigen.

In ganz derselben Weise wie in den weiblichen Exemplaren, verhalten sich die Geschlechtsorgane der männlichen Thiere. Auch ihre Schichten stehen in continuirlichem Zusammenhang mit den Schichten des Genitalstranges der Arme und durch die Reifung der Samenfäden erhalten sie dieselbe Volumenvergrösserung, wodurch die umgebenden Hohlräume verengt werden, die Pinnula selbst aber anschwillt.

Bevor ich mich zur Besprechung der Auffassung wende, welche andere Forscher vom Bau der Generationsorgane der Crinoideen vertreten, möchte ich der Entwicklung der Geschlechtsproducte im Innern der Genitalorgane einige Worte schenken. Was zunächst die Eier anbelangt, so entwickeln sie sich aus den Zellen des inneren Epitheliums, indem einzelne dieser Zellen an Grösse zunehmen und sich mit deutoplasmatischen Elementen füllen. Die jüngsten Formen der Eier sind kaum zu unterscheiden von den benachbarten Zellen des Epitheliums, sie besitzen einen verhältnissmässig grossen Kern mit winzigem Keimfleck. Dass sie junge Eier sind, geht daraus hervor, dass man alle Zwischenstadien zwischen ihnen und den reifen Eiern unschwer auffindet. An diesen Zwischenstadien lässt sich durch Messungen leicht feststellen, dass Dotter, Keimbläschen und Keimfleck in ihrer Grössenzunahme nicht ganz gleichen Schritt mit einander halten, — was durch andere Forscher bei anderen Thieren bereits hinreichend bekannt ist. Ich stelle eine Messungreihe verschiedener Altersstadien junger Eier hier zusammen:

| | Ei | Keimbläschen | Keimfleck | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 0,0077 | 0,0038 | | punctförmig, |
| 2. | 0,0193 | 0,0116 | 0,0028 | homogen, |
| 3. | 0,0232 | 0,0135 | 0,0039 | - |
| 4. | 0,0347 | 0,0193 | 0,0058 | - |
| 5. | 0,0347 | 0,0210 | 0,0077 | - |
| 6. | 0,0386 | 0,0280 | 0,0096 | mit einem stark lichtbrechenden Körnchen, |
| 7. | 0,0540 | 0,0347 | 0,0116 | homogen, |
| 8. | 0,0617 | 0,0366 | 0,0116 | mit einem stark lichtbrechenden Körnchen, |
| 9. | 0,1737 | 0,0965 | 0,0193 | mit einem centralen Häufchen von stark lichtbrechenden Körnchen. |

Der Keimfleck älterer Eier ist stets mit ungleich vielen, meist sehr zahlreichen, stark lichtbrechenden, kugeligen Körnchen (Bläschen?) er-

Digitized by Google

fällt. Teuscher (Nr. 37, p. 251) erwähnt dieselben Gebilde aus dem Keimfleck von Antedon rosaceus. Wie aus den Bemerkungen, die oben in der vierten Rubrik der Tabelle beigefügt sind, hervorgeht, treten die glänzenden Körnchen des Keimflecks erst nach und nach auf, ursprünglich sind sie vollständig abwesend und der Keimfleck erscheint dann durchaus homogen. Der Keimfleck ist stets scharf contourirt und von kugelrunder Gestalt. Das Keimbläschen besitzt eine deutlich doppelcontourirte Wandung und einen hellen Inhalt. In letzterem war öfters ein Netz einer etwas dunkleren, mit feinen Körnchen erfüllten Substanz zu bemerken, welches den Inhalt der Keimbläschen durchzog und den Keimfleck darin schwebend zu halten schien. Es ist dies ganz dasselbe Bild, welches Hertwig[1]) vom Eie des Toxopneustes lividus, van Beneden[2]) von den Eiern der Asterien beschreiben. Näher auf dieses Verhalten des Keimbläschens einzugehen ist indessen hier nicht der Ort.

Oben sahen wir bereits, dass es eine Epithelzelle der Genitalröhre ist, welche sich zum Ei umbildet und es sind demgemäss die älteren Angaben Thomson's (Nr. 38), wonach sich erst der Keimfleck, darum das Keimbläschen und darum endlich der Dotter sich bilde, zu berichtigen. Es schliessen sich die Crinoideen in Bezug auf die Entstehung ihrer Eier durchaus den Verhältnissen an, welche wir von den übrigen Echinodermen kennen und wie ich sie an einem anderen Orte ausführlich dargelegt habe[3]). Das dort gewonnene Resultat, dass das Ei der Echinodermen stets seine Entstehung nimmt aus einer Epithelzelle des Ovariums, ist auch für die Crinoideen gültig. Ich habe ferner an jenem Orte gezeigt, dass »es zur Bildung eines Eifollikels nur bei den Holothurien kommt« und »dass die Eizelle und die Follikelzellen der Holothurien ursprünglich gleichartige Gebilde sind, nämlich Epithelzellen der Ovarialschläuche«. Damals lagen mit Ausnahme der vorhin zurückgewiesenen Angaben Thomson's von keiner Seite her genauere Mittheilungen über die Entstehung des Crinoideeneies vor. Jetzt aber, nachdem uns ausgedehntere Kenntnisse geworden sind, können wir nicht mehr behaupten, dass nur bei den Holothurien unter allen Echinodermen sich Follikel um die reifenden Eier bilden; denn auch bei den Crinoideen findet eine Eifollikelbildung statt und zwar ganz in derselben Weise wie bei den Holothurien. Wie bei den Letzteren werden durch die zum Ei heranwachsende Epithelzelle die zunächst gelegenen Zellen mit in das Lumen der Ovarialröhre vorgetrieben und umgeben schliesslich jene in Gestalt einer einschichtigen Follikelzellenlage. Wir sehen

1) A. Hertwig, Morpholog. Jahrbuch I. 1875. p. 351.
2) E. van Beneden, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2. sér. T. LXI. 1876.
3) Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874, p. 7—16.



Digitized by Google

also wie sich in Bezug auf die Entstehungsweise ihrer Eier die Crinoideen an die Holothurien anschliessen, indem bei ihnen sich Follikel um die heranwachsenden Eier bilden, während bei den übrigen Echinodermen die Eier ohne Follikelbildung heranreifen.

Bei den männlichen Thieren entstehen die Samenfäden gleichfalls aus den Zellen des inneren Hodenepithels. Genaue Beobachtungen über den Bildungsmodus der Samenfäden waren an meinen Spiritusexemplaren nicht möglich. Das samenbildende Epithel und die dasselbe zunächst stützende Bindegewebslamelle der Hodenwandung bilden zur Vergrösserung der inneren Fläche leistenförmige Vorsprünge, deren Gestalt am besten aus der Abbildung erhellt. In Fig. 49 sehen wir dieselben im Durchschnitte. Sie springen hier eine Strecke weit in den innern Hohlraum vor, welch' letzterer selbst von dicht zusammengedrängten reifen Samenfäden erfüllt ist. Die Ansatzstellen der leistenförmigen Vorsprünge an die Hodenwand verlaufen in unregelmässigen Windungen, die dem Hoden bei der Betrachtung von aussen (Fig. 48) ein characteristisches Aussehen verleihen. Die Samenfäden selbst sind bekanntlich wie bei den übrigen Echinodermen stecknadelförmig.

Hiermit beende ich die Darlegung meiner eigenen Beobachtungen über den Bau der Generationsorgane und die Entstehung der Eier und Samenfäden. Nur das Eine habe ich noch hinzuzufügen, dass sowohl der Genitalstrang des Armes als auch seine die Geschlechtsproducte erzeugenden Zweige in den Pinnulae nicht ganz lose in dem Genitalcanal liegen, sondern durch sehr feine helle Fäden in ihrer Lage festgehalten werden. Diese Fäden sind noch feiner als die Muskelfasern und brechen das Licht weniger stark; ich sah niemals Kerne an ihnen. Wir wollen sie als Aufhängefäden der Geschlechtsorgane im Genitalcanal bezeichnen (Fig. 13, 14, 15).

Fragen wir uns nunmehr, welches die Darstellung anderer Forscher vom Bau der Generationsorgane der Crinoideen ist? Bei W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 220) vermissen wir noch eingehende Angaben über die Structur. Derselbe vergleicht ähnlich wie Semper (Nr. 35, p. 261) den Genitalstrang des Arms mit der Rhachis des Nematodeneierstocks; derselben Ansicht folgt P. H. Carpenter (Nr. 2). Nach dieser Auffassung würden die Geschlechtsproducte in dem Genitalstrang der Arme ihre Entstehung nehmen und nachdem sie sich von ihrem Mutterboden abgelöst in die Pinnulae gelangen, um daselbst ihre volle Reife zu erlangen. Wir haben aber oben gesehen, dass die Sache sich anders verhält, dass die Geschlechtsproducte an dem Orte entstehen, woselbst wir sie auch noch zur Zeit der Reife finden, nämlich in den die

Digitized by Google

Pinnulae durchziehenden Zweigen des Genitalstranges. Folglich können wir dem Genitalstrang auch nicht die Bedeutung einer Rhachis zuschreiben, sondern müssen die Ansicht aussprechen, dass der Genitalstrang des Armes nichts anderes ist, als ein steriler Abschnitt des Geschlechtsorgans. Greeff (Nr. 12, p. 28, 20), der gleichfalls dem Genitalstrang seine Aufmerksamkeit geschenkt hat, giebt ebensowenig wie die bereits erwähnten Autoren genaueres über seine Structur an, sondern beschreibt nur ein Lumen desselben, sowie seine Lage in dem Canalis genitalis, dessen Zusammenhang mit der Leibeshöhle er durch Injection nachweist. Der continuirliche Zusammenhang des Genitalstranges der Arme mit den Geschlechtsorganen der Pinnulae ist hingegen von ihm übersehen worden. Er scheint die letzteren (die Geschlechtsorgane der Pinnulae) überhaupt nicht als besondere Organe gelten lassen zu wollen. Denn er lässt den Seitenzweig, welchen der Genitalstrang in die Pinnula abgiebt, sobald er in letztere eingetreten ist, frei in deren Leibeshöhle münden [1]), eine Angabe, die nur auf unzureichender Beobachtung beruhen kann. In Folge dessen ist auch die weitere Ansicht Greeff's, dass in dem Genitalstrang des Armes die Ei- und Samenzellen gebildet werden, sich von der Innenwand loslösen und durch Seitencanäle in die Leibeshöhle der Pinnulae übergeführt werden, um sich hier zu entwickeln und zu reifen, nicht haltbar. Auch mit Teuscher (Nr. 37, p. 247 sqq.) kann ich nicht überall übereinstimmen. Zunächst muss ich mich dagegen aussprechen, den Canalis genitalis, den wir als einen Abschnitt der Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme erkannt haben, als eine »Bindegewebslücke« zu bezeichnen, wie dies Teuscher thut. Ferner hat Teuscher, wie schon vorher Greeff, den Blutraum in der Wandung des Genitalstranges übersehen, was aber seine Erklärung wohl darin findet, dass die beiden genannten Forscher nur Antedon rosaceus untersuchten, bei welchem die Theile kleiner und deshalb schwieriger zu erkennen sind als bei Antedon Eschrichtii. Den Zusammenhang zwischen dem Genitalstrang des Armes und den Geschlechtsorganen der Pinnulae hat Teuscher richtig erkannt. Wenn er aber gegen Semper behauptet, derselbe weise diesen Zusammenhang nicht nach, so dürfte diese Behauptung wohl nur auf flüchtiger Lectüre oder Missverständniss der Semper'schen Mittheilung beruhen, denn gerade Semper hat jenen Zusammenhang zuerst deutlich beschrieben und in seiner Fig. 2 abgebildet (Nr. 35, p 261).

1) Die betreffenden Stellen bei Greeff lauten:

»Sowohl der Zellschlauch (unser Genitalstrang) als der ihn umschliessende Canal der Leibeshöhle zweigen sich von der centralen Achsenbahn (des Arms), der Pinnulae entsprechend ab und münden in die Leibeshöhle der Pinnulae.«

Digitized by Google

Ueber die männlichen Geschlechtsorgane finden sich Mittheilungen und Abbildungen bei W. B. Carpenter (Nr. 5, Pl. 9, Fig. 8) und Teuscher (Nr. 37, Taf. VII, Fig. 6). Die Angaben beider sind aber sehr dürftig und schweigen insbesondere gänzlich über die oben beschriebene Faltenbildung der Innenwand des Hodens. Beide heben aber übereinstimmend hervor, dass die männlichen Geschlechtsorgane ganz ähnlich gebaut sind und in demselben Verhältniss zum Genitalstrange des Armes stehen wie die weiblichen Organe.

Es bleibt uns nunmehr hinsichtlich der Geschlechtsorgane der Crinoideen noch ein Punct zur Besprechung und das ist die Frage nach den Ausführungswegen der Eier und Samenfäden.

Hinsichtlich der Wege, durch welche die Eier das Geschlechtsorgan verlassen und an die äussere Oberfläche der Pinnula treten, gelang es mir nicht, präformirte Oeffnungen und damit in Verbindung stehende Canäle zu beobachten, womit aber keineswegs schon bewiesen ist, dass solche überhaupt nicht existiren. Sind die Eier aber ausgetreten, so ist es leicht an der der Spitze der Arme zugekehrten Seite der Pinnulae, woselbst die Eier anhängen, nach Entfernung derselben, mehrere hintereinander gelegene unregelmässig begrenzte, mit einem Wulste umsäumte, ziemlich grosse Oeffnungen zu bemerken, welche bis auf das Ovarium die Pinnulawand durchsetzen (Fig. 66). Sind diese Oeffnungen Erweiterungen vorgebildeter Ausführwege oder sind sie durch Ruptur der Pinnulawand entstanden? Ich muss diese Fragen unbeantwortet lassen und kann mich der Sicherheit, mit welcher Teuscher (Nr. 37, p. 251) die erstere verneint und die letztere bejaht, nicht anschliessen.

Bei den männlichen Thieren finden sich vorgedildete Ausführungscanäle, welche an derselben Stelle gelegen sind, wie die vorhin beschriebenen Oeffnungen an den Pinnulae der weiblichen Thiere. Im Querschnitt durch die Pinnula gewähren sie das in Fig. 65 dargestellte Bild, während sie von der Fläche das Fig. 73 abgebildete Aussehen haben. Wie aus der Abbildung erhellt sind sie von einem deutlichen Epithelium ausgekleidet. Teuscher hat diese männlichen Geschlechtsöffnungen gleichfalls wahrgenommen und von der Fläche gesehen abgebildet (Nr. 37, Taf. VII, Fig. 9).

Blicken wir nun nochmals zurück, auf die Verhältnisse, welche wir an dem Genitalstrang der Arme und den Eierstöcken und Hoden der Pinnulae kennen gelernt haben, so scheinen zwei Puncte von besonderem Interesse zu sein. Erstens die grosse Uebereinstimmung, die sich im Bau der ganzen Organe (insbesondere hinsichtlich des Blutraumes der Wandung) und in der Entstehung der Geschlechtsproducte mit den übrigen Echinodermen kund giebt; zweitens, dass wir den Ge-

Digitized by Google

nitalstrang der Arme nicht als Keime erzeugende Rhachis den Geschlechtsorganen der Pinnulae als blossen Reifestätten der Eier und Samenfäden entgegenstellen dürfen, sondern dass der Genitalstrang des Armes als ein steriler Abschnitt des sich durch Arm und Pinnulae hinziehenden und verzweigenden weiblichen oder männlichen Geschlechtsorgans aufzufassen ist.

In den Spitzen der Arme und Pinnulae werden die Hohlräume, die wir als Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme zusammengefasst haben, immer enger und vereinigen sich mit einander. Betrachten wir, um uns diese Verhältnisse anschaulich zu machen, die Figuren 11 und 12. Die erstere stellt einen Querschnitt durch die Pinnulae nahe der Spitze, die zweite einen solchen dicht an der Spitze dar. In jenem sehen wir vom Genitalcanal und seinem Inhalte schon keine Spur mehr. Unterhalb des Wassergefässes findet sich nur der von einem Septalstrang durchzogene Ventralcanal und darunter der noch weit mehr verengte Dorsalcanal. Dicht an der Pinnulaspitze aber sind auch diese beiden Canäle zu einem einzigen engen Hohlraum zusammengeflossen. An dem Querschnitte Fig. 12 ist überdies bemerkenswerth, dass das Wassergefäss hier keine Seitenzweige mehr abgiebt und also auch keine Tentakel vorhanden sind. Ganz ähnlichen Verhältnissen des Wassergefässes werden wir später bei der Scheibenanatomie an den sogenannten Pinnulae orales begegnen. An den Spitzen der Arme und Pinnulae werden die Tentakel allmälig kleiner und kleiner und schwinden endlich ganz dahin, was bei den verschiedenen Arten in einem verschieden grossen Abstand von der äussersten Arm- oder Pinnulaspitze geschieht. So sind z. B. an den Pinnulae von Antedon Eschrichtii die acht letzten Glieder tentakellos. Gleiches Schicksal mit den Tentakeln haben die Saumläppchen der Ambulacralrinne.

Zum Schlusse der Darstellung der anatomischen Verhältnisse der Weichtheile der Arme und Pinnulae haben wir noch den die Kalkglieder durchziehenden Faserstrang, sowie die sie bewegenden Muskeln zu betrachten. Ersterer aber steht im Zusammenhang mit einem eigenthümlichen Apparate im Innern des Centrodorsalstückes des Kelches, welcher bei der Anatomie der Scheibe ausführlich beschrieben werden soll. Es möge also auch die Schilderung des Stranges bis dahin verschoben bleiben. Die Muskeln sind bezüglich ihrer Anordnung und Wirkungsweise von Joh. Müller, W. B. Carpenter und M. Sars in ihren bereits öfter citirten Abhandlungen nicht minder hinreichend beschrieben worden wie die Skelettheile. Nur hinsichtlich ihrer feineren

Digitized by Google

Structur mögen einige Beobachtungen Platz finden, welche die Angaben W. B. CARPENTER's bestätigen und vervollständigen. Die einzelnen Muskelfasern (Fig. 6) sind schmale lange Bänder, die an ihren Enden eine unbedeutende Verbreiterung erfahren. Jede Muskelfaser hat die Länge des ganzen Muskelbündels; Verästelungen, sowie Anastomosen der Fasern wurden niemals beobachtet. Bei Antedon rosaceus mass ich ihre Breite zu 0,0035 Mm., ihre Dicke zu 0,0015 Mm. bei einer Länge von circa 0,9 Mm. An jeder Faser findet man einen länglichen Kern von durchschnittlich 0,007 Mm. Die Muskelfasern sind nicht ganz regellos zu den Muskelbündeln vereinigt, sondern sie bilden zu je zehn bis zwölf primäre Bündel, die dann erst zu den dickeren Bündeln, wie wir zwischen den Kalkgliedern finden, zusammentreten. Auf Querschnitten kann man sich davon unschwer überzeugen. Vergeblich habe ich mich bemüht in den Muskelfasern eine feinere Structur, Querstreifung oder die von SCHWALBE bei Ophiuren [1]) beschriebene Schrägstreifung, aufzufinden.

## II. Anatomie der Scheibe.

Bei der anatomischen Betrachtung der Scheibe der Crinoideen wollen wir denselben Weg einschlagen, dem wir bei der Schilderung des Baues der Arme folgten, d. h. wir wollen zuerst versuchen an einer schematischen Abbildung uns im Allgemeinen über die hier in Betracht kommenden Theile und deren Lagerungsverhältnisse zu orientiren und alsdann zu einer genaueren Darstellung der Einzelheiten übergehen.

In der Abbildung 74 ist ein verticaler Längsschnitt durch die Scheibe von Antedon rosaceus [2]) schematisch dargestellt. Der Schnitt ist so geführt, dass er genau durch die dorsoventrale Achse des Thieres geht; die rechte Hälfte des Schnittes führt durch den Ansatz eines Armes, liegt also in Bezug auf die Körperregionen des Thieres radiär, während die linke Hälfte zwischen zwei Armen, also interradiär gelegen ist. Um die einzelnen Theile, welche uns auf einem derartigen Verticalschnitt durch die Scheibe eines Antedon entgegentreten, uns vorzuführen, beginnen wir mit der Vereinigungsstelle des Armes mit der Scheibe, welche in dem Schema zu äusserst nach rechts hin liegt. Wir finden dort alle uns bekannten Haupttheile des Armes angedeutet. Mit *E* ist das Epithel der Tentakelrinne, mit dem gelben Striche *Nr* der

1) G. SCHWALBE, Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Arch. f. mikrosk. Anat. V. 1869. p. 205.

2) Die folgenden Angaben über die Scheibenanatomie beziehen sich, wo nicht anders angegeben, zunächst immer auf Antedon rosaceus.

Digitized by Google

darunter gelegene Armnerv, mit dem rothen Streifen *Br* das Nervengefäss und mit dem grünen Bande *Wr* das radiäre Wassergefäss bezeichnet. Auf diese Theile folgen dorsalwärts der hier noch von einigen Septalsträngen durchzogene Ventralcanal *CV*, der Genitalcanal *CG* mit dem Genitalstrang, dessen Blutraum mit einer rothen Doppellinie angedeutet ist und endlich der Dorsalcanal *CD*. Unter dem Letzteren erblicken wir ein Armglied, das vierte Brachiale *Br 4* mit einem Theile des dasselbe mit dem (nicht gezeichneten) fünften Brachiale verbindenden Muskelbündels und dem seine Längsachse durchziehenden Faserstrange.

Schreiten wir jetzt von dem beschriebenen Abschnitte unserer Abbildung nach links vor, so sehen wir wie hier allmälig der Arm übergeht in die Scheibe des Thieres und wir haben uns nun klar zu machen in welcher Weise dies geschieht, welche Theile des Armes in die Scheibe übergehen, welch' neue uns bisher nicht bekannte Theile in der Scheibe hinzukommen. Verfolgen wir zunächst die am meisten ventral gelegene Gruppe von Weichtheilen, nämlich: Auskleidung der Tentakelrinne mit Nerv, Nervengefäss und Wassergefäss, in ihrem Verlauf in der Scheibe. Wie aus der oben angegebenen Schnittrichtung meiner Abbildung hervorgeht, muss in der rechten Hälfte derselben eine Tentakelrinne der Scheibe getroffen sein. Dieselbe ist bezüglich der vorhin genannten Weichtheile nichts Anderes als eine unmittelbare Fortsetzung der Tentakelrinne des Arms und wir finden demgemäss in ihr dieselben Theile in derselben Lagerung wieder; untereinander verlaufen, wie im Arm, Epithel der Rinne, Nerv, Nervengefäss und Wassergefäss. Sobald wir aber an dem Mundrande, dem Peristom, angelangt sind, ändert sich das Bild. Das Epithel der Tentakelrinne geht über in das Epithel des Mundrandes, welcher nach innen ein wenig vorspringt und so eine Art Kreislippe *Lp* bildet. Der radiäre Nerv tritt in einen die Mundöffnung dicht unterhalb des Epithels umkreisenden Nervenring *N* ein, ebenso öffnet sich das Nervengefäss in einen oralen Blutgefässring und das Wassergefäss in einen gleichfalls den Mundeingang umziehenden Wassergefässring. Da Nerven-, Blutgefäss- und Wassergefässring den Mund rings umgeben, so begegnen wir ihnen auch in der linken interradiären Hälfte der Abbildung. Der Blutgefässring, sowie der Wassergefässring tragen besondere Anhangsgebilde, welche in die Maschenräume der Leibeshöhle herabhängen. Die Anhangsgebilde des Blutgefässringes *B'* sind verschieden lange, einfache oder verzweigte Aussackungen; diejenigen des Wassergefässringes sind an ihrem offenen Ende mit der Leibeshöhle, in deren Maschenräume sie herabhängen, communicirende Schläuche. Der Wassergefässring giebt ferner Aeste ab in die den Mund umstehenden Tentakel *T*.

Digitized by Google

An die Kalkglieder des Armes reihen sich diejenigen der Scheibe. Es folgen auf das bereits erwähnte vierte Brachiale das dritte, zweite und erste, welche an dem Aufbau der dorsalen Wandung der Scheibe Theil nehmen; sie sind mit *Br* 3, *Br* 2, *Br* 1 bezeichnet. An die Brachialien schliessen sich die Kalkglieder des eigentlichen Kelches an. Das dritte axillare Radiale *RIII*, welches mit dem ersten Brachiale gelenkig verbunden ist, das zweite Radiale *RII*, welches mit dem vorigen in fester Nathverbindung steht, das erste Radiale *RI*, welches ebenso wie die beim erwachsenen Antedon zur Rosette *Ro* umgewandelten Basalia von aussen her von dem Centrodorsalstücke *CD* überdeckt wird. Die Brachialia wie die Radialia sind in ihrer Längsachse von dem die Faserstränge *F'* beherbergenden Canale durchbohrt. Dieselbe Fasersubstanz findet sich auch wieder in der Umgebung eines complicirt gebauten Systemes von Hohlräumen *K*, welches dem Blutgefässapparat angehört und im Innern des Centrodorsalstückes gelagert ist. Dieses Hohlraumsystem, das sogenannte Herz, wird wegen seines gekammerten Baues das gekammerte Organ genannt. Aus demselben treten Blutgefässe, die von einer dünnen Lage der Fasermasse umhüllt sind durch das Centrodorsalstück in die Cirrhen ein, um in dem axialen Längscanal der Kalkglieder derselben zu verlaufen. Ferner erhebt sich aus der Achse des gekammerten Organs ein unregelmässig gelapptes Gebilde, welches ich das dorsale Organ *DO* nenne. Sein Verhältniss zu dem gekammerten Organ ist ein solches, dass Letzteres nur eine Ausweitung von jenem darstellt und also einheitlich mit ihm zusammengehört und nur zum Zwecke der anschaulichen Beschreibung von ihm mit besonderem Namen unterschieden werden darf. Das dorsale Organ steigt in der dorsoventralen Achse des Thierkörpers auf, durchsetzt die Rosette und nachdem es auch den rings von den ersten Radialien umgebenen Raum in senkrechter Richtung durchzogen biegt es seitlich etwas ab und gelangt endlich bis in die Nähe der ventralen Oberfläche der Scheibe, woselbst sein eigentliches Ende mir verborgen blieb.

Indem sich bei dem Uebergang des Armes in die Scheibe die dorsalen Kalkglieder immer weiter von der ventralen Oberfläche entfernen, wird der Zwischenraum zwischen der ventralen Körperwand mit den in und an ihr liegenden Gebilden (Nerv, Nervengefäss, Wassergefäss) immer grösser. Im Arm sahen wir diesen Zwischenraum, wenn wir hier absehen von dem Genitalcanal, durch eine horizontale Bindegewebsschicht in zwei Haupttheile, den Ventralcanal und den Dorsalcanal zerlegt und es fragt sich nun, wie sich beide Canäle in der Scheibe verhalten. Wir finden sie dort beide wieder. Wie der rechte Abschnitt der Figur zeigt, behält auch in der Scheibe der Ventralcanal die unmit-

Digitized by Google

telbare Lagerung unter dem radiären Wassergefäss bei und begleitet dasselbe bis in die Nähe des Peristomes. Dort mündet der Ventralcanal in einen nicht ganz genau in der Körperachse verlaufenden, gleichfalls zur Leibeshöhle gehörenden Hohlraum, den ich als die axiale Leibeshöhle $L''$ von den gleich zu erwähnenden beiden anderen Hauptabschnitten der Leibeshöhle der Scheibe unterscheide. Ueber den ersten Radialien löst sich die axiale Leibeshöhle in eine Summe von mit einander allseitig communicirenden Maschenräumen auf, welche zwischen die ersten Radialien eindringen, hier das dorsale Organ umgeben und endlich mit zehn blindgeschlossenen Fortsetzungen endigen, von denen fünf radiär gerichtet sind $Lr$, fünf interradiär $Li$. Der Dorsalcanal des Armes giebt seine Lage dicht über den Kalkgliedern und zwischen und über deren Muskelpaaren nicht auf bis er über dem ersten Radiale angekommen ist, wo er sich gleichfalls in die schon erwähnten Maschenräume auflöst. Letztere stehen also in Verbindung mit der axialen Leibeshöhle und mit den Dorsalcanälen der Arme, aber sie dehnen sich auch ferner nach oben und seitlich aus und erfüllen hier den Raum der rings um die axiale Leibeshöhle zwischen dem Ventralcanal und dem Dorsalcanal in der radiären Hälfte, zwischen Ventralperistom und Dorsalperistom in der interradiären Hälfte der Scheibe übrig bleibt. Da nun in diese Maschenräume, welche also fast den ganzen nach innen von der Körperwand gelegenen Raum erfüllen, der Darmcanal, sowie das dorsale Organ eingelagert sind, so wird für sie der Name des Visceralraumes oder des visceralen Abschnittes der Leibeshöhle zutreffend sein. Der Darm $D$ windet sich bekanntlich so, dass er, von der Mundöffnung aus sich nach rechts (von der Bauchseite des Thieres aus gesehen) drehend, etwas mehr als einen ganzen Umgang um die Körperachse macht, um dann durch die Afterröhre nach aussen zu münden. Das Maschenwerk der visceralen Leibeshöhle kommt durch zahlreiche sie durchziehende Bindegewebszüge zu Stande. Von diesen Bindegewebszügen ist besonders eine Lage hervorzuheben, welche in Gestalt einer nur in der ventralen und dorsalen Mitte unterbrochenen, im Uebrigen rings geschlossenen Membran die ganze Darmwindung nach aussen sackförmig umschliesst. Dieser sogenannte Eingeweidesack $Es$ enthält besonders zahlreiche Kalkkörper, welche aber auch in den anderen, die Leibeshöhle durchziehenden Bindegewebszügen nicht selten sind. Durch den Eingeweidesack wird die viscerale Leibeshöhle wieder in zwei Unterabtheilungen zerlegt, in einen nach aussen und in einen nach innen von demselben gelegenen Abschnitt; jenen nenne ich die circumviscerale $L'$, diesen die intervisceral $L$ Leibeshöhle. In der intervisceralen Leibeshöhle findet sich auch das oben besprochene dorsale Organ und davon ausgehende

Digitized by Google

den Darm umspinnende Blutgefässe *BD*. Auch in der circumvisceralen Leibeshöhle finden sich dicht unter dem Ventralcanal Blutgefässe *BC*.

Die Körperwand ist in ihrem ventralen Theile in den interradiären Bezirken von Poren *P* durchsetzt, welche zur Zuleitung von Wasser in die Leibeshöhle dienen.

Hiermit haben wir eine Uebersicht über die wichtigsten Theile, welche die Scheibe des Antedon zusammensetzen, gewonnen und können nun zur Betrachtung der Einzelheiten übergehen[1]. Fassen wir zunächst das Verhalten der Ventraltheile des Armes, d. h. der Tentakelrinne, des Nerven, des Nervengefässes und des Wassergefässes, sobald sie in der Scheibe angelangt sind, ins Auge.

## Die Tentakelrinnen der Scheibe und die ihr anliegenden Organe.

Bekanntlich setzen sich die Tentakelrinnen der Arme fort in die fünf vom Mundrande ausstrahlenden Tentakelrinnen der Scheibe und es ist der Uebergang ein solcher, dass, wie schon aus unserer obigen allgemeinen Betrachtung erhellt, weder die Rinnen selbst, noch die ihr unmittelbar anliegenden Theile, Nerv, Nervengefäss und Wassergefäss, eine wesentliche Aenderung in ihrem Verhalten erfahren. Noch deutlicher wird Dieses durch den Vergleich des ventralen Theiles eines Armquerschnittes (Fig. 5) mit einem Querschnitte durch eine Tentakelfurche der Scheibe (Fig. 54). Die Uebereinstimmung in allen wesentlichen Theilen ist eine so grosse, dass eine weitschweifige Erörterung überflüssig sein dürfte.

Teuscher behauptet (Nr. 37, p. 258), dass die Tentakel auf der Scheibe ganz fehlen und an ihrer Stelle die Saumläppchen der Rinne stärker entwickelt sind und die Abzweigungen des Wassergefässes in ihrem Innern enthalten. Das thatsächliche Verhältniss ist hier von Teuscher vollständig verkannt worden. Die Tentakel fehlen den Rinnen der Scheibe durchaus nicht, sind aber allerdings kürzer als an den Armen und Pinnulae, auch findet von dem proximalen Ende einer jeden Arm-

1) Um unnöthige Wiederholungen zu vermeiden, verzichte ich auf eine historische Einleitung zu der Anatomie der Scheibe, werde mich aber bemühen, bei den betreffenden Puncten die vorhandenen Angaben anderer Forscher sorgfältig zu citiren und, soweit die Sache es erheischt, zu besprechen. Wichtig für die Anatomie der Weichtheile der Scheibe sind insbesondere die Arbeiten von W. B. Carpenter (Nr. 5), Greeff (Nr. 12, Nr. 13) und Teuscher (Nr. 37); meine eigenen Beobachtungen wurden fast gleichzeitig mit Greeff's und vor Teuscher's Publication bereits im Auszuge mitgetheilt (Nr. 28).

Digitized by Google

rinne an bis zum Mundrande ein allmäliger Schwund der Dreitheilung der Seitenzweige des Wassergefässes statt, so dass in der Nähe des Mundes aus jedem Seitenzweige des Wassergefässes nur ein einziger Tentakel seinen Hohlraum erhält. Aber auch die Seitenläppchen der Armrinnen sind an den Tentakelrinnen der Scheibe vorhanden. Sie sind allerdings nicht so stark entwickelt wie an den Armen, sondern erheben sich nur unbedeutend in einer niedrigen Wellenlinie über den Rand der die Tentakelrinnen seitlich begrenzenden Hautleiste; sie sind eben hier wie an den Armen nichts Anderes als Ausbuchtungen des die Tentakelrinnen nach rechts und links abschliessenden und mit der Basis der nach innen von ihm gelegenen Tentakel zusammenhängenden Hautsaumes. An jeder Flächenansicht einer Tentakelrinne der Scheibe kann man sich von dem Gesagten leicht überzeugen. Es findet sich in den anatomischen Verhältnissen, welche hier in Betracht kommen, auch nicht das Mindeste, was die von Teuscher vertretene Auffassung, wonach die Tentakel der Arme und die Tentakel der Scheibe als morphologisch verschiedene Gebilde in Gegensatz gestellt werden müssten, rechtfertigte [1].

## Das Peristom.

Unter diesem Namen verstehen wir die nächste Umgebung der Mundöffnung mit den dort befindlichen Theilen. Die kreisförmige Mundöffnung, um welche die radiären Tentakelrinnen zu einer Kreisrinne, welche peripherisch von den Mundtentakeln überragt ist, zusammenfliessen, bedarf keiner näheren Schilderung. Gegen das Lumen des Schlunddarms springt die Umrandung des Mundes in Gestalt einer Kreislippe vor. Die Organe, welchen wir in dem Peristom begegnen, haben wir oben schon in ihren allgemeinen Lageverhältnissen kennen gelernt (vergl. Fig. 74). Ihre genauere Anatomie aber ist an dieser Stelle darzulegen. Zu diesem Behufe ist in Fig. 39 ein interradiärer Schnitt durch das Peristom und dessen nächste Umgebung von Antedon rosaceus abgebildet.

Als Auskleidung der Mundumrandung sowie des Mundeingangs findet sich ein hohes Epithel, dessen Structur übereinstimmt mit derjenigen des Epithels der Tentakelrinnen. Das Epithel des Mundeingangs setzt sich weiterhin fort in das Darmepithel. In einer begrenzten Aus-

1) Nicht unerwähnt möge sein, dass sich in der Literatur bereits eine Abbildung eines Querschnittes durch eine Tentakelrinne der Scheibe vorfindet. Dieselbe rührt von Grimm her (Nr. 14, Fig. 8). Sie stimmt mit meinen Befunden nicht ganz überein; die beigegebene Beschreibung macht bei ihrer Dürftigkeit ein näheres kritisches Eingehen kaum möglich.


Digitized by Google

dehnung treffen wir unmittelbar unter dem Epithel der Mundumrandung den Querschnitt des Nervenringes, welcher den Mund umgiebt. Auch seine Structur gleicht vollständig derjenigen der radiären Nerven, die wir ja in dem Abschnitte über die Anatomie der Arme ausführlich betrachtet haben. Die Nervenfasern (vergl. auch Fig. 44) verlaufen ringförmig um den Mund und beherbergen zwischen sich ebenso wie in den Radiärnerven kleine Kerne (Zellen?) mit Kernkörperchen. Ueber die die Nervenfaserlage durchziehenden feinen Stränge verweise ich gleichfalls auf das bei Beschreibung der Radiärnerven Gesagte; die Lage und Richtung derselben erhellt aus der Abbildung. Der Nervenring hat im Ganzen ebenso wie die Radiärnerven die Gestalt eines glatten Bandes.

Unter dem Nervenring, nur durch eine dünne Bindegewebslage von ihm geschieden, liegt der Blutgefässring, in welchen die Nervengefässe der Tentakelrinnen einmünden und auf diesen folgt der Wassergefässring. Letzterer ist auf dem Querschnitte nicht rund, sondern in dorsoventraler Richtung abgeplattet. Den nach dem Lumen der Mundöffnung schauenden Rand desselben nennen wir den inneren, den entgegengesetzt gerichteten den äusseren oder peripherischen. An dem inneren Rande nun giebt der Wassergefässring nebeneinander sich erhebende Aeste ab, von welchen ein jeder weiterhin zum Hohlraum eines Mundtentakels wird. Die Letzteren unterscheiden sich von den Tentakeln der Arme und Pinnulae durch den Mangel der Papillen — wenigstens fand ich deren niemals an meinen Präparaten; ferner sind sie niemals wie jene zu je dreien zu einer Gruppe vereinigt, ein Verhältniss, zu welchem, wie schon erwähnt, die Tentakel der Rinnen der Scheibe allmälig überleiten. Im Uebrigen ist ihre Structur ganz die gleiche. Der Wassergefässring besitzt in seiner Wandung, ebenso wie auch die Mundtentakel, einzig und allein Längsmuskelfasern (Fig. 43 *M'* und Fig. 44). Sein Lumen ist von denselben Muskelfäden durchzogen, welchen ich bei dem radiären Wassergefäss eine ausführliche Besprechung gewidmet habe. Dieselben ziehen wie dort von der dorsalen Wand hinüber zu der ventralen (vergl. auch Fig. 43). Auch das innere Epithel bedarf keiner weiteren Worte.

Bevor ich mich nunmehr zur Beschreibung der Canäle wende, welche Flüssigkeit in den Wassergefässring und somit in das Wassergefässsystem überhaupt hineinleiten, müssen wir noch einmal zurückkommen auf den vorhin schon flüchtig berührten Blutgefässring. Derselbe liegt dem Wassergefässring dicht an und es ist seine Verbindung mit demselben eine festere als mit der dünnen Bindegewebslage, welche ihn von dem Nervenringe trennt. Da sich nun der Wassergefässring,

Digitized by Google

indem er sich dorsoventral abflacht, mit seiner breiten Fläche nicht parallel zu dem Nervenringe lagert, so folgt der Blutgefässring dem Ersteren und entfernt sich dadurch von dem Nervenringe. Dicht über dem Ursprung eines Mundtentakels sehen wir allerdings Nerv, Blutgefäss und Wassergefäss noch ebenso unmittelbar übereinander gelagert wie in den Tentakelrinnen der Arme, aber nur wenig weiter nach unten (dorsalwärts vergl. Fig. 39) geben Wassergefässring und Blutgefässring die Anlagerung an den Nervenring auf und biegen sich so um, dass sie mit ihren breiten Flächen horizontal zu liegen kommen. Die Folge davon ist, dass die dorsale Wand des Blutgefässringes frei in die Maschen der Leibeshöhle hineinsieht und sich hier zahlreiche Aussackungen in Gestalt kürzerer und längerer, frei in die Leibeshöhle herabhängender Schläuche entwickeln können. Die kürzeren unter denselben sind sicherlich blind geschlossen, ob aber auch die längeren, selbst wieder mit zahlreichen Aussackungen versehenen Schläuche (Fig. 39 *B'*) blind geschlossen sind, konnte ich nicht mit aller Sicherheit entscheiden; möglich ist, dass sie mit dem dorsalen Organ sich verbinden. Der Bau dieser Schläuche ist wesentlich derselbe, wie wir ihn später von den Blutgefässen kennen lernen werden.

Wie schon angedeutet steht das Lumen des Wassergefässringes in Verbindung mit Canälen, welche als Zuleitungsorgane der Flüssigkeit in das Wassergefässsystem fungiren. Diese Canäle hängen in grosser Anzahl von dem äusseren, peripherischen Rande des Wassergefässringes in die Leibeshöhle.. Ihre Lage- und Grössenverhältnisse sind in der Fig. 39 anschaulich gemacht. Innen sind sie ausgekleidet mit einem bei Antedon rosaceus 0,0045 Mm. hohen Cylinderepithel, an welchem ich Wimpern nicht mit Bestimmtheit wahrnahm. Das Lumen der Canäle hatte bei 0,021 Mm. Gesammtdicke derselben einen Durchmesser von circa 0,013 Mm. Aeusserlich werden die Canäle von einem ganz niedrigen Zellenüberzug umhüllt (Fig. 40, 41). Im Innern erblickt man häufig kleine körnige Massen, die sich wie ein Gerinnsel ausnehmen. An dem in die Maschenräume der Leibeshöhle herabhängenden Ende sind die Canäle gewöhnlich erst ein klein wenig erweitert, um dann mit einer gleichfalls unbedeutenden, die Canalöffnung tragenden Verengerung ihren Abschluss zu finden. Das kurze Endstück ist zugleich so gebogen, dass die Oeffnung in Bezug auf die Längsrichtung des Canals nicht terminal, sondern seitlich zu liegen kommt. Meist hängen die Canäle ohne jegliche andere Befestigung als ihre Ansatzstelle an den Wassergefässring frei in die Leibeshöhle. In anderen Fällen aber schliesst sich an das eigentliche, die Oeffnung tragende Ende des Canals ein zipfelförmiger Fortsatz an, welcher von der äusse-

Digitized by Google

ren Hülle des Canals ausgeht und gebildet wird und durch seine schliessliche Vereinigung mit einem der Bindegewebszüge, welche die Leibeshöhle durchziehen, zu einem Befestigungsmittel, einer Art Halteband des Canals wird. (Vergl. Fig. 39, den unteren der dort gezeichneten beiden Canäle, sowie Fig. 40.) Die beschriebenen Canäle finden sich ringsum an dem Wassergefässring in sehr grosser Zahl, so zählte ich mehrere Male bei Antedon rosaceus in einem Interradius deren mindestens dreissig. Bei Antedon Eschrichtii stehen sie noch dichter nebeneinander. Sie dienen offenbar dazu Flüssigkeit aus der Leibeshöhle hinüberzuleiten in das Wassergefässsystem. Bei den übrigen Echinodermen nennt man die Zuleitungscanäle des Wassergefässsystems allgemein Steincanäle, da ihre Wand meist mit ansehnlichen Mengen von Kalkkörpern versehen ist. Da nun aber hier derartige Verkalkungen in der Wand der Canäle sich nicht finden, dürfte für sie der Namen Steincanäle nicht recht zutreffend erscheinen. Immerhin möge einstweilen an diesem Namen auch hier festgehalten werden.

In jüngster Zeit sind auch von anderen Forschern Mittheilungen über die so eben geschilderten Organe der Mundumgebung gemacht worden. Was zunächst den Nervenring betrifft, so erwähnt auch Greeff (Nr. 12, p. 21) einen solchen, der aber nicht mit dem von mir beschriebenen identisch sein dürfte; denn soweit sich aus seinen kurzen Angaben schliessen lässt, betrachtet er entsprechend seiner Auffassung des Radiärnerven (vergl. oben: Anatomie der Arme) die dicke Epithellage des Mundrandes, nicht aber eine unmittelbar darunter gelegene Faserschicht, als Nervenring. Den Blutgefässring aber hat Greeff richtig erkannt (Nr. 12, p. 27); die anhängenden Aussackungen hingegen sind ihm entgangen. Der Wassergefässring und die daraus entspringenden zahlreichen Steincanäle wurden, nachdem ich zuerst[1]) ihre Existenz bestimmt nachgewiesen, von Greeff gleichfalls in Kürze beschrieben. Bemerkenswerth ist, dass Greeff eine innere Wimperung in den Steincanälen beobachtete, bezüglich deren meine Untersuchung der Spiritusexemplare zu einem negativen Ergebniss geführt hat. Diese Beobachtung Greeff's zeigt, dass wenigstens in einem Theile des Wassergefässsystems der Crinoideen, in den Zuleitungsröhren, sich ein Wimperepithel findet, wodurch der bei der Besprechung des radiären Wassergefässes erwähnte Gegensatz zu den übrigen Echinodermen, bei welchen Wimperung im

1) Um Prioritätsstreitigkeiten, die für die Sache schliesslich gleichgültig sind, hier nicht unnützer Weise zu wiederholen, unterlasse ich es auf Greeff's Bemerkung, der Wassergefässring (nicht aber die Steincanäle) sei bereits vor meiner Mittheilung durch Perrier bekannt gewesen, nochmals einzugehen und verweise auf das bereits an einem anderen Orte von mir Geäusserte (Nr. 23, p. 7).

Digitized by Google

Wassergefässsystem allgemein vorkommt, noch mehr an Gewicht verliert als bereits dort angedeutet wurde. Auch die Muskelfäden im Wassergefässringe wurden von Greeff beobachtet. Ueber die Oeffnungen der Steincanäle ist er zweifelhaft geblieben, das Ende derselben schien ihm abgerundet oder zugespitzt zu sein. Letzteres Bild — zugespitztes Ende — erhält man bei denjenigen Canälen, welche mit einem zipfelförmigen Fortsatz ihrer äusseren Hülle in der Leibeshöhle festgelegt sind. Die Mehrzahl aber besitzt ein abgerundetes Ende. Dass die Oeffnung nicht terminal, sondern seitlich am Ende der Canäle sich findet, trägt vielleicht die Schuld, dass Greeff über ihr Vorhandensein in Ungewissheit blieb. Er hebt hervor, dass von der Leibeshöhle aus eine Injection der Canäle bei lebenden Thieren nie möglich gewesen sei. Das beweist jedoch keineswegs gegen die Existenz der Oeffnungen, denn es ist leicht denkbar, ja sogar wahrscheinlich, dass die Oeffnungen im Leben des Thieres sich zu schliessen und zu öffnen vermögen, also auch im Stande sind einer andringenden Injectionsflüssigkeit durch ihre Schliessung den Eintritt zu verwehren; auch noch auf andere Weise lässt sich das Nichtgelingen der Injection erklären.

W. B. Carpenter hat die Steincanäle gesehen, ist aber über ihre Bedeutung in gänzlicher Unklarheit geblieben, da er den Wassergefässring des erwachsenen Antedon nicht richtig erkannte, sondern den die Mundlippe erfüllenden, von zahlreichen Gewebszügen durchsetzten Theil der Leibeshöhle dafür ansah (Nr. 5, p. 214). In Folge dessen verlegt er die Steincanäle, die er für blindgeschlossen hält (er nennt sie caecal tubuli), ins Innere des Wassergefässringes. An einer anderen Stelle sieht er Speichelorgane in ihnen (Nr. 5, p. 224), welche sich in den Munddarm öffnen sollen.

Zu Teuscher's Abbildung und Beschreibung eines Schnittes durch den Mundrand (Nr. 37, Taf. VII, Fig. 10) habe ich nur zu bemerken, dass (vergl. meine Abbildung Fig. 39) die Mundtentakel nicht am äusseren, sondern am inneren Rande des Wassergefässringes sich erheben, dass die Steincanäle nicht in Büscheln vereint, sondern nebeneinander aus dem Wassergefässring entstehen, dass dieselben ferner nicht geschlossen sondern offen sind, dass endlich die Muskelfäden im Wassergefässring gänzlich von ihm übersehen wurden.

## Der Darmcanal.

Ueber den Verlauf des Darmcanals habe ich dem schon durch Joh. Müller (Nr. 26) und W. B. Carpenter (Nr. 5) Bekannten nichts Neues von Belang hinzuzufügen. Ihre Angaben (vgl. auch die älteren An-



Digitized by Google

gaben von Heusinger Nr. 15) lassen sich in Folgendem zusammenfassen. Der Mund führt in schiefer Richtung in das in dem analen Interradius gelegene Anfangsstück des Darms (Oesophagus). An dieses schliesst sich mit einem kleinen Blindsack beginnend der weitere Hauptheil des Darms (Mitteldarm), welcher, sich nach rechts (von der Ventralseite aus gesehen) biegend, nach einer vollständigen Windung um die Achse der Scheibe wieder in den analen Interradius zurückkehrt um dort durch den sich über die Ventralfläche der Scheibe erhebenden Analtubus (Enddarm) nach aussen zu münden (vergl. die Abbildungen bei Joh. Müller und W. B. Carpenter). An der innern Seite seiner Windung giebt der Magendarm zahlreiche nach der Achse der Scheibe gerichtete Ausstülpungen ab, welchen W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 216) die Function einer Drüse (Leber) zuzusprechen geneigt ist [1].

Das Darmepithel unterscheidet sich nicht sonderlich von dem des Mundeingangs; es ist aus denselben lang ausgezogenen Spindelzellen, die seine ganze Dicke durchziehen, zusammengesetzt. An manchen Stellen konnte ich in meinen Präparaten die feinen Cilien, deren W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 216) zuerst Erwähnung gethan hat, deutlich wahrnehmen. Ob der ganze Darm oder nur einzelne Abschnitte Wimperung besitzen, vermag ich indessen nicht genau anzugeben.

In dem Analtubus (Fig. 51) bildet die Darmhaut bekanntlich kräftige innere Längsfalten, auf welchen schon Joh. Müller (Nr. 26, p. 233) eine Wimperung beobachtete. Da sich dieselben bis in die Analöffnung fortsetzen, bewirken sie den gekerbten Rand der letzteren. Im lebenden Thiere ist »die Afterröhre beständig thätig, erneuert man das Wasser nicht, so fängt das Thier an, den After immer weiter zu öffnen und endlich vor dem Tode stülpt es die Afterröhre ganz um« (Nr. 15, p. 372). Aus diesen Beobachtungen schloss schon Heusinger mit Recht, dass hier eine Afterathmung stattfinde, welcher Ansicht sich Joh. Müller (Nr. 26, p. 233) anschloss. In der Wandung des Afterdarmes findet sich eine kräftige Ringmuskulatur (Fig. 51).

## Die kugeligen Körper.

Schon bei der Anatomie der Arme erwähnte ich der kugeligen Körper, welche sich rechts und links von der Tentakelrinne in den

1) In dem Uebersichtsbilde Fig. 74 sind dieselben nicht angedeutet um das Bild nicht zu sehr zu compliciren. Sie sind schon Joh. Müller bekannt gewesen und nicht erst von Teuscher (Nr. 37, p. 259), wie dieser zu glauben scheint, aufgefunden worden. Jener sagt: »An der inneren Seite des Darmes befinden sich viele Vertiefungen gegen die mittlere spongiöse Masse«. (Nr. 26, p. 232.)

Digitized by Google

Armen und Pinnulae finden. Dieselben sind, wie aus der dort mitgetheilten Stelle Heusinger's hervorgeht, seit langer Zeit bekannt, über ihre Natur und Bedeutung vermögen wir aber auch heute noch nicht viel Sicheres anzugeben. Sie finden sich nicht nur in den Armen und Pinnulae sondern auch neben den Tentakelrinnen der Scheibe und dem Peristom, also entlang dem ganzen Verbreitungsbezirke des Wassergefässsystems. Aber auch in der Darmwand begegnen wir ihnen, sowohl in dem Munddarm als in dem Mitteldarm und Afterdarm. Ueberall zeigen sie dieselbe Structur. Sie repräsentiren sich stets als kugelrunde oder ovale, in den Spiritusexemplaren gelbbraune, in dem lebenden Thiere röthliche Körper von verschiedener Grösse (die Dimensionen erhellen aus den Abbildungen). Sie liegen in dem Bindegewebe der Körper- oder Darmwand und bestehen aus einer wahrscheinlich dem Bindegewebe angehörenden Kapselmembran und dem davon umschlossenen Kapselinhalt. Letzterer allein ist in der angegebenen Weise gefärbt. Perrier (Nr. 30, p. 67), der sie am lebenden Thiere untersuchte, macht folgende Angaben. Die corps sphériques (so nennt er sie) besitzen in ihrer Kapselmembran Kernanschwellungen. Der Inhalt wird mit grosser Leichtigkeit nach aussen entleert, durch Färbemittel wird er sehr schnell tingirt — dennoch gelang es nicht eine präformirte Oeffnung der Kapseln nach aussen wahrzunehmen. Der Inhalt besteht, wie ich bestätigen kann, aus einer Anzahl birnförmiger Gebilde, deren jedes sich in einen feinen schwanzähnlichen, hyalinen Anhang verlängert. Das birnförmige Gebilde selbst bildet ein kleines Säckchen, welches in seinem Innern eine verschiedene Zahl kleiner stark glänzender Kügelchen beherbergt (Nr. 30, Pl. II. Fig. 7). Er ist der Meinung, dass die »corps sphériques« vielleicht Excretionsorgane seien. Mit Recht weist er die Vermuthung W. Thomson's (Nr. 38), es seien kalkbereitende Organe (»calcareous glands«), zurück und mit nicht weniger Recht wird man sich auch gegen die neuerdings von W. B. Carpenter geäusserte Meinung (Nr. 5, p. 227), es seien vielleicht Sinnesorgane, ablehnend verhalten. Das von mir aufgefundene Vorkommen der kugeligen Körper in der Darmwand beweist schon allein die Unhaltbarkeit jener Vermuthung W. B. Carpenter's. Zur sicheren Feststellung der Function der in Rede stehenden Gebilde sind darauf gerichtete Untersuchungen des lebenden Thieres unerlässlich. Soweit sich aber schon jetzt das Resultat derselben voraussehen lässt, wird die Perrier'sche Auffassung derselben als Excretionsorgane sich als die richtige erweisen, denn in diesem Sinne sprechen schon die älteren an lebenden Thieren angestellten Beobachtungen Dujardin's und Heusinger's. Jener nennt sie »vésicules rouges, sécrétant une liqueur rouge abondante, surtout à



Digitized by Google

l'époque du développement des oeufs« (Nr. 6a, p. 268) und dieser bemerkt zu einer Stelle eines Aufsatzes von F. S. Leuckart (Nr. 18a, p. 380), wo Letzterer angiebt, dass mitunter sich lebende Exemplare finden, welche weniger roth oder selbst ganz weiss sind (was sich durch Entleerung der kugeligen Körper erklärt): »Ich bemerkte dieselbe Farbenverschiedenheit, doch bemerkte ich auch, dass die dunkelrothen immer heller wurden, wenn ihr Leben abnahm. Lässt man mehrere in Wasser oder Weingeist sterben, so werden Wasser und Weingeist ganz dunkelroth. Die Thiere selbst aber entfärbt«. Von Interesse wäre es der Frage nachzugehen, ob bei anderen Echinodermen ähnliche Gebilde in der Nachbarschaft der Wassergefässe oder des Darmes vorkommen [1]).

## Die Leibeshöhle und der Eingeweidesack.

Die Leibeshöhle ist derjenige Raum, welcher sich zwischen Darm und Körperwand befindet. Derselbe wird von zahlreichen Bindegewebssträngen durchzogen [2]) und so zum grössten Theil in ein Maschensystem miteinander communicirender Hohlräume verwandelt. Ganz frei von diesen bindegewebigen Zügen bleibt ein centraler Abschnitt der Leibeshöhle, welcher zwischen der Windung des Darmes aufsteigt. Da derselbe anfänglich ziemlich genau in der Achse der Scheibe gelegen ist und erst weiter oben durch den Munddarm etwas zur Seite gedrängt wird, so nenne ich ihn die axiale Leibeshöhle. In der Nähe des Peristomes theilt sich die axiale Leibeshöhle in fünf Zweige, welche unter den Tentakelrinnen hinziehen und dort sowie weiterhin in den Armen und Pinnulae die uns bekannten Ventralcanäle bilden. Solange die Ventralcanäle unter den Tentakelrinnen der Scheibe verlaufen, bleiben sie gleich der axialen Leibeshöhle frei von durchziehenden Bindegewebssträngen; in den Armen und Pinnulae finden wir sie (vergl. die Anatomie der Arme) sehr häufig von derartigen Bildungen (Septalsträngen) durchsetzt. Die axiale Leibeshöhle ist, soweit sie im Centrum der Darmwindung aufsteigt, seitlich rings geschlossen; nur an ihrem dorsalen Ende steht sie mit den Maschenräumen der übrigen Leibeshöhle in Zu-

1) Ueber die Entstehungsgeschichte der kugeligen Körper finden sich einige Beobachtungen bei Perrier (Nr. 30, p. 86. Pl. IV, Fig. 22) und Teuscher (Nr. 37, p. 258) die aber noch zu unvollständig sind, als dass sich mit ihrer Hülfe ein Verständniss jener Gebilde ermöglichte.

2) In der Umgebung des Munddarms finden sich in der Leibeshöhle auch Faserbündel, die ich für muskulös halte. Ihre Gestalt und Lage erhellt aus Fig. 39 *m*.

Digitized by Google

sammenhang. Letztere zerfällt selbst wieder in zwei Abschnitte. Es bildet nämlich das sie durchziehende Bindegewebe einen mit Ausnahme zweier, gleich zu erwähnender Stellen vollständig geschlossenen Sack, welcher die Darmwindung umgiebt und deshalb Eingeweidesack genannt wird. Durch diese sackförmige Membran (Fig. 74) wird die Leibeshöhle in einen nach innen und einen nach aussen von jener gelegenen Abschnitt zerlegt. Ersterer umgiebt unmittelbar die Darmwindung, ist um und zwischen dieselbe gelagert, ich nenne ihn deshalb die interviscerale Leibeshöhle im Gegensatz zu jenem zweiten von ihr durch den Eingeweidesack getrennten Theil, der als die circumviscerale Leibeshöhle unterschieden werden mag. Ich erwähnte vorhin, dass der Eingeweidesack an zwei Stellen nicht geschlossen ist. Diese beiden Stellen sind die folgenden. Erstens wird der Eingeweidesack durchbrochen in der nächsten Umgebung des Mundeinganges; dort steht die circumviscerale Leibeshöhle mit der intervisceralen in Verbindung. Zweitens ist der Eingeweidesack in dem Boden des Kelches geöffnet; hier stehen nicht nur wie am Peristom der interviscerale und der circumviscerale, sondern auch der axiale Abschnitt der Leibeshöhle miteinander in offenem Zusammenhang und gehen alle drei über in die gleichfalls zur Leibeshöhle gehörenden Maschenräume, welche zwischen den ersten Radialien gelegen sind und sich mit fünf radiären und fünf interradiären blindgeschlossenen Fortsetzungen in die Kalkstücke des Kelches verlängern. In jene dorsalen Maschenräume münden auch die Dorsalcanäle der Arme. Die obere (ventrale) Decke der Dorsalcanäle besitzt in der Scheibe in ähnlicher Weise wie in den Armen häufig Durchbrechungen, vermittelst deren die Dorsalcanäle mit der zunächst darüber gelegenen circumvisceralen Leibeshöhle in Verbindung stehen. Es ist demnach hinsichtlich der Leibeshöhle der Antedonarten zweierlei festzuhalten: erstens, dass die Leibeshöhle durch starke Entwicklung bindegewebiger Bildungen (Stränge, Membranen) zwar in drei im Allgemeinen von einander getrennte Abtheilungen zerlegt wird, dass aber dennoch diese drei Abtheilungen an bestimmten Stellen in offenem Zusammenhange stehen; zweitens, dass die Leibeshöhle sich fortsetzt in die Arme.

Aehnlich wie der zwischen den ersten Radialien befindliche Abschnitt der Leibeshöhle sind auch inter- und circumviscerale Leibeshöhle von zahlreichen, sich häufig kreuzenden und miteinander verbindenden Bindegewebssträngen erfüllt. In der circumvisceralen Leibeshöhle gehen diese Stränge von der Aussenfläche des Eingeweidesackes zur Innenfläche der Körperwand. In der intervisceralen Leibeshöhle gehen sie theils von der Aussenfläche des Darms zur Innenfläche des Einge-

Digitized by Google

weidesackes, theils von einem Darmstück zu einem andern, theils von dem Darm zur seitlichen Wandung der axialen Leibeshöhle[1]. Die Bindegewebsstränge der Leibeshöhle sind häufig mit Kalkkörpern versehen, von welchen später die Rede sein wird. Besonders reich an Kalkkörpern ist der Eingeweidesack (was ich auch in dem Durchschnitt der Scheibe (Fig. 74), durch schwarze Striche in der Wand des Eingeweidesackes anzudeuten versucht habe). Die Bindegewebsstränge, welche den zwischen den ersten Radialien gelegenen Theil der Leibeshöhle erfüllen, sind zum Theil vollständig zu einem Kalknetze umgewandelt. Ausgekleidet sind die Räume der Leibeshöhle von einem deutlichen Epithelbelag (Fig. 53).

Meine Auffassung der Leibeshöhle stimmt im Allgemeinen überein mit derjenigen von Greeff (Nr. 12). Teuscher (Nr. 37) aber vertritt eine ganz andere Auffassung. Er nennt Leibeshöhle einzig und allein denjenigen Theil der Scheibenhohlräume, den wir oben als circumviscerale Leibeshöhle kennen lernten (»perivisceral cavity« W. B. Carpenter). Die anderen Räume, also die axiale, die interviscerale Leibeshöhle und die zwischen den ersten Radialien gelegenen gleichfalls zur Leibeshöhle gehörigen Maschenräume fasst er als ein Gefässsystem auf, dessen Centralorgan das gekammerte Organ im Centrodorsale sei. In Consequenz dieser Anschauung bezeichnet er die von jenen Räumen sich ableitenden Canäle der Arme als Gefässe; den Dorsalcanal nennt er wegen seiner Lage zwischen den Muskelgruppen der Armglieder das Muskelgefäss, die beiden unvollständig getrennten Hälften des Ventralcanals die Seitengefässe. Gegen Teuscher's Ansicht spricht zunächst, dass seine Leibeshöhle (circumviscerale Leibeshöhle) in der ventralen und dorsalen Durchbrechung des Eingeweidesackes mit seinem Gefässsystem in Zusammenhang steht. Dann aber hat Teuscher die wahren Blutgefässe der Scheibe, welche wir nachher kennen lernen werden, gar nicht erkannt; dieselben verlaufen aber zum grossen Theile in den Maschenräumen der intervisceralen Leibeshöhle, also im Innern des Teuscher-schen Gefässsystemes.

W. B. Carpenter betrachtet zwischen Teuscher's Auffassung und der von Greeff und mir vertretenen gewissermassen die Mitte haltend

1) In diesem letzterwähnten Bezirke, zwischen axialer Leibeshöhle und Innenseite der Darmwindung ist die interviscerale Leibeshöhle durch die starke Entwicklung der überdies Kalkkörper führenden Bindegewebszüge zu einer schwammigen Masse geworden, um welche sich der Darm lagert. Joh. Müller unterschied dieselbe als spongiöse Spindel (Nr. 26, p. 231). Da sie aber, wie aus obiger Darstellung erhellt, durchaus nicht als ein besonderes Organ unterschieden werden kann, so ist es am besten, auch von einer besonderen Benennung gänzlich abzusehen.

Digitized by Google

die axiale und die circumviscerale Leibeshöhle als echte Leibeshöhle, die interviscerale hingegen als eine besondere Bildung, die er von der Leibeshöhle unterscheidet. Er erblickt in dem Eingeweidesack die eigentliche Aussenwand des Darmes und folglich in den nach innen von demselben gelegenen Maschenräumen Bildungen, die sich im Innern der Darmwand zwischen der Aussenschicht und Innenschicht befinden und nennt deshalb die interviscerale Leibeshöhle »intramural space« (Nr. 5, p. 216). CARPENTER's Ansicht vermag ich ebenso wenig beizupflichten, wie derjenigen TEUSCHER's, denn mit dem Nachweis des offenen Zusammenhanges der intervisceralen Räume mit den auch von CARPENTER als Leibeshöhle betrachteten, ist jeder Grund, sie als ein besonderes Hohlraumsystem zu unterscheiden, beseitigt.

## Die Kelchporen.

Die Haut der Kelchdecke ist in den zwischen den Ambulacralrinnen gelegenen Bezirken, also in den interbrachialen und interpalmaren Feldern von zahlreichen Oeffnungen durchbohrt, welche bei Betrachtung ausgeschnittener Stückchen der Kelchdecke schon bei geringer Vergrösserung leicht aufzufinden sind. Sie sind auf die ventrale Seite der Kelchdecke beschränkt, niemals treten sie auf die dorsalen Perisomabschnitte, welche die Radialia mit einander verbinden, über. Sowohl in den Interpalmarfeldern als in den Interbrachialfeldern sind sie meist ganz unregelmässig vertheilt, in manchen Fällen aber findet man sie auf jedem Felde in einem nach der Peripherie der Scheibe hin concaven Bogen dicht zusammengedrängt und nur wenige von ihnen nehmen ihre Lagerung isolirt ausserhalb jenes Bogens. Die Figuren 45 und 46 stellen den zuletzt erwähnten Fall der Vertheilung der Oeffnungen dar. Die Oeffnungen sind in diesen beiden Abbildungen entsprechend der sehr geringen Vergrösserung durch kleine Kreise angedeutet. In beiden Figuren sind die Ambulacralrinnen, welche die mit den Oeffnungen besetzten Felder seitlich und oralwärts begrenzen, durch dunklere Streifen bezeichnet. Fig. 45 stellt ein Interbrachialfeld, Fig. 46 ein Interpalmarfeld dar. In beiden Abbildungen tritt zunächst die Anordnung der Oeffnungen in der schon erwähnten Bogenlinie deutlich hervor. Ausserdem bemerkt man, dass die Oeffnungen sich nach der Peripherie der Scheibe hin (in den Abbildungen also nach links) eine kleine Strecke weit dicht neben den Tentakelrinnen hinziehen. Letzteres Verhalten verdient Beachtung zur Erklärung der seltenen Fälle, in welchen, wie wir später sehen werden, die Oeffnungen sich bis auf den untersten Abschnitt der Arme erstrecken. Was die Zahl der Oeffnungen der Kelchdecke angeht, so zählte ich bei Antedon rosaceus in einem Interbrachialfelde 80—100,

Digitized by Google

in einem Interpalmarfelde circa 200. Die ganze Kelchdecke besitzt also in diesem Falle $5 \times 200 + 5 \times 100 = 1500$ Stück jener Oeffnungen. Ganz bestimmt ist ihre Anzahl nicht und genaue Zählungen bei verschiedenen Arten, zu denen mir das Material fehlte, werden voraussichtlich das Resultat ergeben, dass ihre Zahl sehr variabel bei den verschiedenen Arten und selbst Individuen ist, sich aber dennoch innerhalb mehr oder weniger ausgedehnter Grenzen bewegt. Auch das Alter der betreffenden Individuen kommt hier in Betracht, denn es ist durch Perrier bekannt geworden, dass die Zahl der Oeffnungen mit dem Alter des Thieres zunimmt. Bei ganz jungen Thieren beobachtete derselbe in jedem Sector der Scheibe (also in jedem Interpalmarfeld) nur eine einzige Oeffnung; wie sich bei jungen Thieren die Oeffnungen in den Interbrachialfeldern verhalten, ist indessen noch unbekannt, ebenso wie die Art und Weise, in welcher die erste Oeffnung, sowie die zahlreichen späteren eines jeden Feldes ihre Entstehung nehmen. Perrier giebt ferner die Zahl der Oeffnungen in jedem Interpalmarfelde des erwachsenen Thieres auf etwa 20 an, eine Zahl, die nach meinen Beobachtungen viel zu niedrig gegriffen ist.

An derselben Stelle seiner Abhandlung behauptet der genannte Forscher, die Oeffnungen führten in Blindsäckchen und wirft die Frage auf, ob diese Blindsäckchen wohl besondere Sinnesorgane seien? Von einer Bejahung dieser Frage kann aber gar nicht die Rede sein, denn die Oeffnungen führen nicht, wie Perrier irrthümlich behauptet, in Blindsäckchen, sondern in Canäle, welche die Körperwand durchsetzen und in die Leibeshöhle münden (Fig. 39). Zunächst schliesst sich an jede Oeffnung ein kurzer, gleich weiter Canal, welcher ebenso wie der Rand der Oeffnung von einem Cylinderepithelium ausgekleidet ist. Nach kurzem Verlaufe erfährt dieser Canal eine kugelige Erweiterung, welche sich in ihrer Structur dadurch von jenem unterscheidet, dass die Cylinderzellen des sie auskleidenden Epithels sehr lange Wimperhaare tragen. An dem inneren (der Leibeshöhle zu gelegenen) Ende der kugeligen Erweiterung wird das Epithel allmälig niedriger, verliert die Wimperhaare und geht endlich über in die ganz niedrige, platte Zellenauskleidung eines Canals, in welchen sich daselbst das Lumen der kugeligen Erweiterung fortsetzt. Dieser Canal verläuft nunmehr bald mehr, bald minder geradlinig durch die Dicke der Körperwandung und mündet endlich in die Leibeshöhle und zwar in den ausserhalb des Eingeweidesackes gelegenen Abschnitt derselben, den ich als circumviscerale Leibeshöhle unterschieden habe. Während gewöhnlich (Fig. 39) sich an eine jede Oeffnung auch ein in die Leibeshöhle führender Canal anschliesst, kommt mitunter der Fall zur Beobachtung,

Digitized by Google

dass die zu zwei benachbarten Oeffnungen gehörenden Canäle sich, bevor sie in die Leibeshöhle sich öffnen, mit einander zu einem einzigen Canale vereinigen, wie dies Fig. 42 darstellt. Die Anastomose beider Canäle tritt aber in diesen Fällen stets erst nach innen von der kugeligen, wimpernden Erweiterung ein. Wir haben also im Anschluss an die Oeffnungen der Kelchdecke Canalräume kennen gelernt, welche aus zwei Haupttheilen bestehen, erstens einem mit Cylinderepithel ausgekleideten und sich in eine wimpernde Ampulle erweiternden Anfangsstücke und zweitens einem von jener Ampulle in die circumviscerale Leibeshöhle führenden, mit sehr plattem Epithel versehenen Endstücke. Ob der von der äusseren Oeffnung bis zur Wimperampulle reichende Theil des Anfangsstückes sich auch im Leben ganz ebenso verhält, wie in dem todten Thiere, scheint mir zweifelhaft. Nach einigen Präparaten vermuthe ich, dass im Leben die äussere Oeffnung grösser ist und durch deren Ausweitung jener in meiner Abbildung von der Oeffnung bis zur Wimperampulle reichende Theil etwas verstreicht, sodass die Ampulle selbst näher an die Oberfläche zu liegen kommt.

Wozu dienen nun die beschriebenen Organe? Die Antwort auf diese Frage hat keine Schwierigkeiten, denn es ist offenbar, dass wir hier Communicationsöffnungen der Leibeshöhle mit dem das Thier umgebenden Medium, dem Seewasser, vor uns haben. Insbesondere scheinen diese Organe den Zweck zu haben, die Zufuhr des Seewassers in die Leibeshöhle zu vermitteln, wie aus der Richtung der Wimpern, die man stets nach einwärts gestellt findet, erhellt; W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 215) hat das Einwärtsschlagen der Wimpern direct beobachtet. Ob auch ein Austritt von Flüssigkeit aus der Leibeshöhle in die Aussenwelt mit Hülfe dieser Organe stattfinden könne, ist bei der erwähnten Richtung der Wimpern höchst zweifelhaft. Als Zuleitungsorgane des Wassers in die Leibeshöhle fasste auch schon Joh. Müller die in Rede stehenden Organe auf. Er kannte sie allerdings nur von Pentacrinus caput Medusae, woselbst er sie auffand und beschrieb mit den Worten (Nr. 26, p. 225): »Die Knochenplättchen der Ventralseite in den Interpalmarfeldern und Interbrachialfeldern zeigen schon bei geringer Vergrösserung eine Anzahl Poren. Diese Löcherchen, deren Zahl nach der Grösse der Plättchen verschieden ist, kommen nur an der Bauchseite der Scheibe vor und die Skeletplättchen der Interradialhaut des Kelches zeigen keine Spur davon. Auch an den aufgerichteten Kalkplättchen, welche die Tentakelrinne bekleiden, befinden sich nie solche Poren. Durch die capillaren Poren kann das Wasser bis in die Nähe des im Kelch liegenden Eingeweidesackes eindringen«. Näheres über die Structur der Kelchporen (Wasserporen) giebt Joh. Müller nicht, auch hat er sie bei

Digitized by Google

Antedon nicht bemerkt. Letzteres erklärt sich daraus, dass bei Antedon die Verkalkung der Kelchdecke nicht in dem Maasse fortgeschritten ist, dass es zur Bildung aneinander liegender Kalkplättchen käme, wie bei Pentacrinus. In Folge dessen sind die Kelchporen in dem weichen Perisom der Antedonarten nicht so leicht mit blossem Auge oder auch mit der Loupe zu erkennen, wie bei Pentacrinus, wo sie sogleich als winzige Pünctchen auf den Kalkplättchen sichtbar werden.

Der erste Forscher, welcher bei Antedon die Kelchporen beobachtete, ist Grimm (Nr. 14, p. 6). Derselbe beschreibt bei Antedon rosaceus die äusseren Oeffnungen derselben und hebt ihre bald gruppirte, bald nicht gruppirte Vertheilung hervor. Ferner beobachtete er, dass die von einem Cylinderepithel bekleideten Oeffnungen (die Wimperhaare sah er nicht) in Canäle führen, deren Verlauf er eine Strecke weit verfolgen konnte, ohne zu erkennen, wohin sie schliesslich münden. Hinsichtlich ihrer Function vermuthet er Respirationsorgane in ihnen. Wie schon oben erwähnt, sind auch Perrier (Nr. 30, p. 42) die Kelchporen nicht unbekannt geblieben; er stellt aber ihre Verbindung mit Canälen in Abrede und bleibt so hinter Grimm, dessen Beobachtungen er übrigens nicht zu kennen scheint, zurück. Auch über das Vorhandensein der Wimpern spricht er sich nur unbestimmt aus. Fast gleichzeitig wurden dann die Kelchporen von Antedon rosaceus beschrieben von W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 215), Greeff (Nr. 12, p. 24) und mir (Nr. 22, p. 113). Unsere Untersuchungen haben im Gegensatz zu Perrier und in Weiterführung des schon von Joh. Müller und Grimm Beobachteten übereinstimmend gezeigt, dass die Oeffnungen der Kelchdecke in (anfänglich wimpernde, später wimperlose) Canäle führen, welche in den circumvisceralen Abschnitt der Leibeshöhle einmünden. Auch Teuscher (Nr. 37, p. 257) hat die Kelchporen beobachtet, von ihrer Form aber eine ziemlich unzutreffende Schilderung gegeben, wie ein Vergleich seiner Abbildung (Nr. 37, Taf. VII, Fig. 10) mit meiner Figur zeigt. Die Wimpern hat er übersehen. Er lässt die Canäle nach innen in »die Anastomosen der Seitengefässe« einmünden, eine Angabe, die sich erklärt durch seine eigenthümliche Auffassung der Leibeshöhle, auf welche ich an einer anderen Stelle zurückkomme; hier genüge die Bemerkung, dass die Teuscher'schen »Anastomosen der Seitengefässe« zu der circumvisceralen Leibeshöhle gehören.

Die Kelchporen (Wasserporen), die also nicht nur bei Pentacrinus, wie Joh. Müller glaubte, sondern auch bei den mit weicher Kelchdecke versehenen Antedon-Arten und wohl auch, wie wir annehmen dürfen, bei den übrigen lebenden Crinoideen vorkommen, verdienen eine besondere Beachtung. Es ist bekannt, dass die Cystideen sich durch den

Digitized by Google

Besitz zahlreicher Poren in den nicht ambulacralen Kalkplatten ihres Kelches auszeichnen. Die Bedeutung dieser Poren bei den Cystideen selbst mit Sicherheit zu ermitteln, ist selbstverständlich unmöglich. Anders aber gestaltet sich die Sachlage, wenn man die Crinoideen zur Erklärung jener räthselhaften Poren heranzieht. Schon Joh. Müller hat die von ihm bei Pentacrinus entdeckten Poren des ventralen Perisoms mit den Poren der Cystideen zusammengestellt (Nr. 27, p. 63) und es kann seine Anschauung durch die oben dargelegten neueren Untersuchungen an Festigkeit keine Einbusse erleiden. So sicher nun auch Joh. Müller in der Gleichstellung der Poren der Crinoideen mit denjenigen der Cystideen war, so sind dennoch seine Aeusserungen über die Function derselben sehr unbestimmt. In der oben citirten Stelle (Nr. 26, p. 225) aus seiner Abhandlung über den Bau des Pentacrinus fasst er sie offenbar als Zuleitungsorgane des Wassers in die circumviscerale Leibeshöhle auf. In einer späteren, nicht minder berühmten Abhandlung scheint er in jener Auffassung schwankend geworden zu sein, denn ohne dieselbe auch nur wieder zu erwähnen, sagt er hier (Nr. 27, p. 63): die Bedeutung der Poren »ist unbekannt« und gleich darauf (Nr. 27, p. 66) spricht er von der »durchaus räthselhaften Natur« der Kelchporen. Dass aber die erste, später von ihm selbst nicht weiter betonte Ansicht von der Bedeutung der Kelchporen die richtige ist, wird durch die oben gemachten Angaben über den Bau derselben wohl unzweifelhaft festgestellt. Es kann also auch von einer räthselhaften Natur der Kelchporen der Cystideen nun nicht mehr die Rede sein, denn es wird Niemand bezweifeln, dass wenn diese Poren bei den Crinoideen Zuleitungsorgane des Wassers in einen Abschnitt der Leibeshöhle sind, wir sie auch bei den Cystideen als solche betrachten dürfen. Ein Gegensatz zwischen Cystideen und Crinoideen hinsichtlich der Kelchporen besteht nur in der Art ihrer Vertheilung über den Körper, wie das Joh. Müller (Nr. 27, p. 63 sqq.) schon in eingehender Weise dargelegt hat. Ueberall sind sie zwar ambulacral, aber während sie bei den Cystideen in der Regel nur in dem antiambulacralen Bezirke [1]) des Kelches sich finden, begegnen wir ihnen bei den Crinoideen in den bis jetzt darauf untersuchten Formen nur in den interambulacralen Feldern. Da aber die interambulacralen und die antiambulacralen Felder bei den Crinoideen so wenig wie bei den Cystideen scharf von einander abgegrenzt sind, etwa wie bei manchen Asteriden (Goniodiscus, Astrogonium, Stellaster), sondern vielmehr unmittelbar in einander übergehen,

[1]) Bei Protocrinus und Glyptosphaerites kommen sie auch zwischen den ambulacralen Rinnen, also interambulacral vor. (Vergl. Joh. Müller l. c.)

Digitized by Google

so kann in der soeben berührten verschiedenartigen Vertheilung der Kelchporen kein Moment von solchem Werthe erkannt werden, dass sich darauf hin ihre Gleichwerthigkeit bei Crinoideen und Cystideen bestreiten liesse. Das Wesentliche ist vielmehr, dass sie bei beiden Thiergruppen stets anambulacral vorkommen.

Indem ich für manche hier einschlägige Einzelheiten [1]) auf Joh. Müller's Erörterungen verweise, fasse ich das Gesagte noch einmal zusammen. Die zur Zuleitung des Wassers in einen Abschnitt der Leibeshöhle dienenden Kelchporen kommen ausser den Cystideen nicht nur den Pentacrinus-, sondern auch den Antedon- (und höchst wahrscheinlich allen Crinoideen-) Arten zu; sie finden sich stets in den anambulacralen Bezirken des Kelches, sind aber dort bei den Crinoideen, so weit bis jetzt bekannt, auf die Interambulacrala beschränkt, während sie bei den Cystideen meistens auf den antiambulacralen, mitunter aber auch gleichzeitig auf den interambulacralen Feldern vorkommen.

Oben erwähnte ich der seltenen Fälle, in denen bei Antedon rosaceus die Wasserporen des Kelches bis auf das proximale Stück der Arme sich erstrecken. In Schnitten, welche man durch die Arme dicht an ihrem Uebergange in die Scheibe anfertigt, sieht man mitunter rechts und links von der Tentakelrinne des Armes einige wenige Porenöffnungen, deren Canäle in die Fortsetzung der Leibeshöhle in den Arm und zwar, wie ich in einem Falle sicher constatiren konnte, in den Genitalcanal einmünden (Fig. 59). Das Hinübertreten der Kelchporen auf den der Scheibe zunächst gelegenen Armabschnitt kann uns in kein grosses Erstaunen versetzen, wenn wir bedenken, dass eine ganz scharfe Grenze zwischen der Scheibe und den freien Armen an dem Crinoideenkörper nicht existirt, dass vielmehr diese beiden Körpertheile in so unmittelbarem Zusammenhange stehen, dass man die Arme einfach als radiale Ausstülpungen des Körpers betrachten kann und, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, auch betrachten muss. Schon auf der Scheibe zeigen die Poren die Neigung, wie ich bereits einmal erwähnte, sich eine Strecke weit neben den Tentakelrinnen hinzuziehen; es braucht sich also dieses Verhältniss nur bis auf den Anfangstheil des Armes fortzusetzen, um jene seltenen Fälle möglich zu machen. Beachtung verdient es, dass die Wasserporen in diesen Fällen in den Genitalcanal des Armes führen. Auf der Scheibe sahen wir sie in die circumviscerale Leibeshöhle münden. Es liegt also der Schluss nahe, dass der Genital-

[1]) Namentlich auch hinsichtlich der für die meisten Cystideen characteristischen Art der Anordnung und Verbindung der Kelchporen (Porenrauten, Doppelporen).


Digitized by Google

canal des Armes eine Fortsetzung der circumvisceralen Leibeshöhle der Scheibe ist, was in Wirklichkeit durch die direct darauf gerichteten Untersuchungen festgestellt werden konnte.

### Das dorsale Organ und die mit demselben in Verbindung stehenden Theile (Blutgefässe und Faserstränge).

Macht man an entkalkten Exemplaren von Antedon rosaceus Schnitte durch die Basis des Kelches, so trifft man auf eine im Inneren derselben gelegene Höhlung, welche das sogenannte Herz umschliesst. Die ersten Angaben über dieses Gebilde finden sich bei HEUSINGER, der es auch zuerst als ein Centralorgan des Blutgefässsystemes und zwar als ein »venöses Herz« bezeichnete [1]). Während dieser Forscher aber noch der Meinung ist, es sei dasselbe ein Gefässring, hat JOH. MÜLLER (Nr. 26, p. 236) in Berichtigung dieser Ansicht die Säckchenform desselben zuerst erkannt. Eine genauere Kenntniss des »Herzens« ist uns erst vor Kurzem geworden durch die Untersuchungen CARPENTER's, sowie durch die unabhängig davon gemachten Beobachtungen GREEFF's und TEUSCHER's. Auch ich selbst werde im Folgenden [2]) in der Lage sein, unsere Kenntnisse über den Bau des in Rede stehenden Organs in einigen Puncten weiterzuführen. CARPENTER (Nr. 5, p. 218) zeigte zuerst, dass das Herz nicht einen einfachen Hohlraum besitzt, wie JOH. MÜLLER (Nr. 26, Taf. V. Fig. 12) geglaubt hat, sondern durch fünf Scheidewände, welche von einer centralen Achse radiär ausstrahlen, in fünf Kammern (deshalb nennt er es »quinquelocular organ«) zerlegt wird, was durch GREEFF's (Nr. 12, Nr. 13), TEUSCHER's (Nr. 37) und meine eigenen Beobachtungen bestätigt wird. Hinsichtlich des genaueren Verhaltens der fünf Kammern und ihrer Verbindung mit anderen benachbarten Theilen gehen unsere Ansichten auseinander, wie wir sogleich sehen werden.

In den Abbildungen Fig. 19—35 sind die hier zu behandelnden Theile dargestellt. Fig. 19—24 sind Abbildungen von horizontalen Schnitten durch die Kelchbasis, welche aus ein und derselben Schnittserie ausgewählt wurden. Dieselben sind so orientirt, dass die ventrale (innere) Seite dem Beschauer zugekehrt ist; der am meisten dorsal gelegene Schnitt ist der in Fig. 19 abgebildete, die übrigen reihen sich den Nummern nach ventralwärts an jenen ersten an. In Fig. 19 sind die fünf Kammern (*K*) durch den Schnitt geöffnet. Man sieht, wie die-

1) Die Stelle bei HEUSINGER lautet (Nr. 15, p. 373): »In der Mitte der Kalkscheibe befindet sich eine Höhle; in dieser befindet sich ein Centralorgan, ob es ein Gefässring ist, habe ich nicht deutlich erkannt, aber es schien mir so«.

2) Meine Ergebnisse sind zum Theil bereits vorläufig mitgetheilt worden. (Nr. 23).

Digitized by Google

selben um eine centrale, von einigen kleinen Oeffnungen durchbohrte Achse gruppirt sind; letztere möge Achsenstrang genannt werden. Der Schnitt hat die Kammern nahe über ihrem dorsalen Boden (vergl. Fig. 25) getroffen. Wir erblicken in Folge dessen den dünnen dorsalen Boden der Kammern und durch denselben durchscheinend eine dicht darunter gelegene Sternfigur (*St*), gebildet von Gefässen, welche von der Achse ausgehen und, nachdem sie die Centrodorsalplatte durchsetzt, in die Cirrhen eintreten. Wir lassen diese Gefässe einstweilen noch ausser Acht und verweilen zunächst bei den Kammern. Betrachten wir die Wandung derselben bei stärkerer Vergrösserung, so erweist sie sich von einem inneren Epithelium überkleidet, dessen Zellen 0,004 Mm. hoch und fast ebenso breit sind (Fig. 30). Greeff (Nr. 12, p. 26) giebt an, in den die Kammern scheidenden Septen spärliche Muskelfasern gefunden zu haben. Ich habe mich vergeblich bemüht, von der Richtigkeit dieser Angabe mich zu überzeugen. Die Dimensionen der Kammern ergeben sich aus den Abbildungen. Stellen wir das Mikroskop genau auf die dorsale Wand, also auf den Boden der Kammern ein, so erkennen wir, dass die Kammern hier nicht vollständig geschlossen sind, sondern dass vielmehr der Boden einer jeden da, wo er an die centrale Achse anstösst, von einer Oeffnung durchbrochen ist. Greeff (Nr. 13, p. 92, Fig. 3) hat diese Oeffnungen als dorsale Ostien des Herzens bezeichnet (Fig. 28). Es sind dies aber nicht die einzigen Oeffnungen im Boden der Kammern, sondern etwas weiter nach aussen vermochte ich noch einige kleinere sich paarig gegenüberliegende zu bemerken. Peripherisch sind die fünf Kammern umhüllt von einer gelblichen Fasermasse, auf deren weitere Verbreitung wir in den folgenden Schnitten zu achten haben. Dieselbe besteht aus feinen Fasern, zwischen welchen man, namentlich an der Peripherie der ganzen Masse, Zellen oder doch zellenähnliche Gebilde (Zellkerne?) findet.

Schon gleich in einem der nächsten Schnitte, den wir in Fig. 20 vor uns haben, sehen wir die Fasermasse eine bedeutendere Ausdehnung gewinnen. Der Schnitt hat das »Herz« da getroffen, wo es bereits in der Höhe der bei Antedon bekanntlich nach innen gedrängten und seitlich fest miteinander verbundenen ersten Radialien gelegen ist. Von der dasselbe umgebenden Fasermasse gehen in der Richtung der seitlichen Verbindungen der Radialien, also interradiär, fünf breite Fortsätze aus. Je zwei dieser Fortsätze schliessen zwischen sich einen Hohlraum (*L'*) ein, welcher, wie die späteren Horizontalschnitte, sowie auch die Verticalschnitte (Fig. 25 u. 26) lehren, nichts Anderes ist, als eine dorsalwärts blindgeschlossene Verlängerung der Leibeshöhle. Hinsichtlich der Kammern ist der Schnitt, bei welchem wir soeben verweilen, in-

Digitized by Google

sofern interessant, als er deutlich zeigt, dass die Kammern in der Richtung der Radien angeordnet sind.

Ich sprach vorhin von den dorsalen Oeffnungen der Kammern; ähnliche Oeffnungen kommen auch in der ventralen Wand', gleichfalls dicht an der centralen Achse vor. Dieselben sind von Greeff (Nr. 13, p. 93, Fig. 4) als ventrale Ostien bezeichnet worden. Es treten uns dieselben deutlich entgegen in der Figur 21. Diese Abbildung ist nach einem Schnitte angefertigt, welcher dicht über die ventrale Decke der Kammern geführt wurde. Die Decke der Kammern ist von oben überlagert von derselben Fasermasse (*D*), die wir schon in den vorigen Schnitten als nächste Umhüllung der Kammern kennen gelernt haben. Im Centrum des Schnittes finden wir den Achsenstrang wieder, der uns aus den vorhergehenden Schnitten bereits bekannt ist. In unmittelbarer Nachbarschaft der dicht zusammenstehenden Lumina des Achsenstranges wird die Fasermasse von fünf radiär gestellten, etwas grösseren Oeffnungen (*K*) durchbohrt. Wie Längsschnitte (Fig. 25) lehren, führen diese Oeffnungen, unter rascher Zunahme ihres Lumens, direct in je eine Kammer. Dass die Kammern ventralwärts neben der Achse eine Oeffnung besitzen, hat W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 219. Pl. 8, Fig. 4) bereits richtig beschrieben und abgebildet[1]). Er lässt durch diese Oeffnungen die Kammern in Communication treten mit den in den Knopf eindringenden Verlängerungen der circumvisceralen Leibeshöhle. Letztere Anschauung W. B. Carpenter's entspricht aber den thatsächlichen Verhältnissen nicht, denn Längs- und Querschnitte zeigen auf das Sicherste, dass sich an die ventralen Oeffnungen der Kammern Canäle anschliessen, welche neben dem Achsenstrang ventralwärts aufsteigen und schon in den nächsten Schnitten nicht mehr zu unterscheiden sind von den den Achsenstrang selbst zusammensetzenden Canälen, sondern vielmehr mit letzteren zur Bildung eines einzigen Organes zusammentreten, welches wir später unter der Benennung des dorsalen Organs noch näher betrachten werden. In dem Schnitt Fig. 21 zeigen die interradiären Fortsätze der die Kammern umgebenden Fasermasse ein anderes Verhalten wie in Fig. 20. Es hat sich nämlich ein jeder dieser

1) Greeff, der diese Oeffnungen, wie schon bemerkt, ventrale Ostien des Herzens nennt, behauptet, Carpenter sehe das Herz als eine nach aussen vollständig abgeschlossene Höhle an. Aber, wie oben angeführt, giebt Carpenter durch Wort und Abbildung kund, dass ihm die ventralen Oeffnungen der Kammer wohl bekannt sind, wenn er auch darin irrt, dass er diese Oeffnungen in Verlängerungen der Leibeshöhle führen lässt. Er sagt (l. c.) »near the axis each chamber seems to communicate on its ventral aspect with the surrounding space (an extension of the perivisceral cavity) by a minute orifice in its wall«.

Digitized by Google

interradiären Faserstränge in zwei Aeste gegabelt; so hat sich der Faserstrang *a* in die beiden Aeste *b* und *c*, der Faserstrang *a'* aber in die beiden Aeste *b'* und *c'* getheilt. Ferner begegnen uns in diesem Schnitte ausser den radiären Blindsäcken der Leibeshöhle (*L'*), die uns schon aus Fig. 20 bekannt sind, noch fünf weitere, aber interradiär gelegene, und wie Verticalschnitte durch den Knopf lehren gleichfalls blindgeschlossene Fortsetzungen der Leibeshöhle. Letztere (*L''*) liegen zwischen je zwei Gabelästen eines interradiären Faserstranges.

In einem weiter aufwärts folgenden Horizontalschnitt (Fig. 22) finden wir die Mitte eingenommen von jenem Stücke des Kalkskelets, welches Carpenter die Rosette nennt und von welchem er gezeigt hat, dass es aus einer Umwandlung der Basalia der pentacrinoiden Larve seine Entstehung nimmt. Die Rosette (*R*) ist im Centrum durchbohrt von den Canälen des dorsalen Organs. Von der Fasersubstanz der vorigen Figur finden wir die centrale, die Kammern umhüllende Masse und die davon ausstrahlenden interradiären Stränge nicht mehr vor, wohl aber die Gabeläste der letzteren.

In der nunmehr folgenden Abbildung Fig. 23 sehen wir, wie sowohl die radiären (*L'*) als auch die interradiären (*L''*) Blindsäcke der Leibeshöhle sich auflösen in eine das dorsale Organ (*DO*) umgebende Summe von unregelmässigen mit einander in Communication stehenden Maschenräumen, welche in ihrer Gesammtheit nichts Anderes sind als ein von zum Theil sogar verkalkten Bindegewebszügen durchzogener Abschnitt der Leibeshöhle. An verticalen Längsschnitten ist es leicht sich von diesem Verhalten zu überzeugen. Für die Betrachtung der Faserstränge in Fig. 23 ist wichtig vorauszuschicken, dass die abgebildete Schnittfläche schief geneigt ist, und zwar so, dass der obere und rechte Abschnitt der Figur der Ventralseite des Thieres näher liegt als der untere und linke. In dem letztgenannten Bezirk haben sich die Gabeläste der interradiären Faserstränge ganz von einander getrennt und divergiren in ihrem Verlauf so sehr, dass recht bald jeder Gabelast des einen interradiären Faserstranges mit dem nächstgelegenen Ast des nächstbenachbarten Stranges in unmittelbare Berührung tritt. Der Punct, woselbst diese Berührung stattfindet, liegt in radiärer Richtung nach aussen von dem radiären Blindsack der Leibeshöhle (vergl. die Berührungsstelle zweier Gabeläste bei *c'*, Fig. 23). Von der Berührungsstelle an verlaufen die beiden von zwei verschiedenen interradiären Fasersträngen hergekommenen Aeste nebeneinander in radiärer Richtung, wie das aus dem oberen und rechten Abschnitt der Fig. 23 deutlich wird. Es sind dann also aus den Gabelästen der fünf interradiären Faserstränge fünf Paare von radiären Doppelsträngen geworden.

Digitized by Google

In dem letzten der abgebildeten Horizontalschnitte endlich, der in derselben Weise schief ist wie der vorhergehende, sehen wir, dass die radiären Faserstränge dicht über derjenigen Stelle, woselbst sie zuerst in unmittelbare Berührung mit einander treten, sich durch Commissuren mit einander in Verbindung setzen. Es verbindet sich erstens ein jeder radiärer Faserstrang durch eine interradiäre Commissur mit dem benachbarten Strange des nächstgelegenen radiären Faserstrang-Paares, so z. B. (Fig. 24) der Strang *b* mit dem Strange *c* durch die interradiäre Commissur *co*. Zweitens verbinden sich an derselben Stelle die beiden Stränge eines jeden radiären Faserstrang-Paares durch eine selbstverständlich viel kürzere intraradiäre Commissur, z. B. Strang *c* und Strang *b'* durch die intraradiäre Commissur *co'*. Die Commissuren bestehen aus derselben Fasermasse wie die Stränge und bilden zusammen genommen einen Ring, welcher in der Kalkmasse der ersten Radialien des Kelches gelegen ist.

Der weitere Verlauf der radiären Faserstrang-Paare ist der folgende. Die beiden Stränge eines jeden Paares verlaufen durch das erste und zweite Radiale so dicht nebeneinander, dass sie oft nur schwer als gesonderte Theile erkannt werden können. Aus dem zweiten Radiale gelangen sie in das dritte, welches bekanntlich axillar ist, um in diesem auseinander zu treten und so zu den die Kalkglieder der Arme durchziehenden Fasersträngen zu werden. Das Verhalten der beiden radiären Faserstränge im dritten Radiale ist aber nun des Näheren nicht einfach ein solches, dass sie, nachdem sie bis dahin dicht nebeneinander verliefen, nunmehr divergiren, sondern es findet an der Stelle, wo sie auseinander weichen, ein theilweiser Austausch ihrer Fasern statt und zwar erstens durch ein Chiasma, zweitens durch eine einfache Commissur (Fig. 35), jenes liegt proximal (*a*), diese distal (*b*).

Wenn wir nunmehr versuchen, das von dem Verlauf der von der faserigen Umhüllungsmasse der Kammern (des »quinquelocular organ«) abgehenden Fasersträngen des Kelches aus den Horizontal- und Verticalschnitten gewonnene Bild in eine schematische Uebersicht zu bringen, so erhalten wir die in Fig. 38 dargestellte Figur. Es sind in derselben die Kalkglieder in ihren Contouren durch feine Linien, die sie durchziehenden Faserstränge aber durch stärkere Striche angedeutet; das centrale Fünfeck bedeutet Centrodorsalstück + Rosette. Die weitere Erklärung des Schemas ergiebt sich nach dem Mitgetheilten von selbst.

Der Verlauf der Faserstränge des Kelches bei dem erwachsenen Antedon rosaceus ist im Vorigen vollständig dargelegt und es ist im Anschluss daran von Interesse, die Jugendstadien, sowie auch die verwandten Formen vergleichend zu betrachten. W. B. Carpenter, der



Digitized by Google

auch bei den erwachsenen Thieren den Verlauf der Faserstränge mit Ausnahme der Verhältnisse im Radiale axillare, die ihm unbekannt blieben, bereits kurz, aber im Allgemeinen richtig beschrieben hat (Nr. 3, p. 714, 738; Pl. XLII), schildert auch von den jungen Thieren ihr Verhalten und giebt davon eine Abbildung, welche in Fig. 37 schematisch reproducirt wurde. Wie der Vergleich dieses Schema's mit dem in Fig. 38 vom erwachsenen Thiere gegebenen lehrt, stimmt der Verlauf der Stränge in beiden wesentlich überein; der Unterschied liegt nur darin, dass bei dem jungen Thiere die Anordnung der Stränge in den Basalien und ersten Radialien verhältnissmässig weiter auseinander gerückt ist, als bei dem erwachsenen Thiere, wo gleichzeitig mit der Reduction der Basalia das ganze Faserstrang-System des Kelches enger zusammengedrängt erscheint. Dass in den drei Radialien nicht ein einfacher Faserstrang, sondern zwei dicht aneinander liegende verlaufen, hat W. B. Carpenter übersehen, ebenso wie er auch dem Verhalten der Stränge im dritten Radiale kein besonderes Augenmerk geschenkt hat.

Von den übrigen lebenden Crinoideen haben wir bis jetzt keine genaue Kenntniss von den Fasersträngen des Kelches; wir werden aber mit Berechtigung die Erwartung aussprechen dürfen, dass wenigstens bei den Antedon- und Actinometra-Arten und wohl auch bei der Gattung Pentacrinus keine wesentlichen Differenzen auftreten, da wir uns sogleich davon überzeugen werden, dass bei der fossilen Gattung Encrinus die Faserstränge einen ähnlichen Verlauf wie bei Antedon rosaceus gehabt haben. Bekanntlich verdanken wir Beyrich eine ausgezeichnete Abhandlung (Nr. 1) über die Gattung Encrinus. In derselben schildert er die Canäle, welche die Kalkstücke des Kelches durchziehen und im lebenden Thiere dazu dienten, die Faserstränge aufzunehmen, auf das Genaueste und fasst seine bezüglichen Einzelangaben in einem Schema (Nr. 1, Taf. I, Fig. 12) zusammen, welches ich in Fig. 36 zu copiren mir erlaubt habe. Wenn wir dieses Schema vom Verlauf der Faserstränge mit demjenigen vergleichen, welches sich aus Carpenter's und meinen Untersuchungen für Antedon ergeben hat, springt die weitgehende Uebereinstimmung sofort in die Augen. Es sind nur zwei Commissuren des Antedon, welche Beyrich für Encrinus nicht angiebt, nämlich die intraradiäre Commissur im ersten Radiale und die distale einfache Commissur im dritten Radiale. Es ist möglich, dass es genaueren Nachforschungen gelingen wird, diese beiden Commissuren zwischen den Fasersträngen eines jeden radiären Paares auch noch bei Encrinus aufzufinden. Bei letztgenannter Gattung liegen in den Radialien die beiden radiären Faserstränge nicht wie bei Antedon dicht neben


Digitized by Google

einander in ein und demselben Canale der Kalkmasse, sondern es hat auch zwischen ihnen eine Verkalkung des Gewebes stattgefunden, so dass sie in zwei getrennte, aber nebeneinander hinziehende Canäle zu liegen kommen. Darin erblicken wir also eine weitere Verschiedenheit in dem Verhalten des Encrinus im Vergleich mit dem von Antedon; indessen ist diese Verschiedenheit offenbar keine sehr wesentliche, denn es kann uns bei Thierformen, die wie die Echinodermen in fast ihren sämmtlichen bindegewebigen Theilen grosse Neigung zur Verkalkung besitzen, nicht auffällig und besonders bedeutungsvoll erscheinen, wenn zwei Stränge, welche verkalkte Theile durchziehen, das eine Mal beide zusammen, das andere Mal jeder für sich, in einen Canal des Kalkgliedes eingeschlossen sind. Beyrich war entsprechend dem damaligen Stande der Kenntniss der lebenden Crinoideen der Meinung, es werde der Canal in den Kelchgliedern von Antedon nicht von zwei, wie wir jetzt wissen, sondern nur von einem einzigen Faserstrang (oder nach der damals gültigen Joh. Müller'schen Auffassung von einem einzigen »Centralcanal«) durchzogen und es gingen diese einfachen radiären Faserstränge (»Centralcanäle«) unmittelbar von der centralen Höhle des Centrodorsalstückes ab, während sie bei Encrinus von interradiären Stämmen durch deren Gabelung in den Basalia entstehen. Beyrich (Nr. 1, p. 21) erblickte hierin, und bei den damaligen Kenntnissen der lebenden Formen mit Recht, einen Gegensatz zwischen Encrinus und Apiocrinus (bei welch' letzterer Gattung sich ähnliche Verhältnisse finden, wie bei Encrinus) einerseits und Antedon und Pentacrinus andererseits. Ein derartiger Gegensatz ist aber nach dem Mitgetheilten nicht länger aufrecht zu erhalten und verliert demnach auch die darauf gegründete Aufstellung zweier Familien in der Abtheilung der Crinoidea articulata Miller an innerem Werthe[1].

Für einen anderen von Beyrich betonten Punct in der vergleichenden Anatomie der Kelchglieder der Crinoideen liefern die oben mitgetheilten Beobachtungen eine bemerkenswerthe Stütze. Wenn es kaum noch zweifelhaft sein kann, dass bei allen Crinoidea articulata — auch bei den bis jetzt noch nicht darauf untersuchten — die Faserstränge, welche die Radialia und weiterhin die Armglieder durchziehen, von fünf interradiären Stämmen entstehen, welche von der das »fünfkammerige Organ« umgebenden Fasermasse ausstrahlen und sich nach kurzem Verlaufe gabeln, so wird der Ort, woselbst diese Gabelung stattfindet, nicht gleichgültig sein. Encrinus besitzt zwei Kreise von Basalien, einen

1) Für die paläontologische Diagnose hingegen bleibt selbstredend die Beyrich'sche Unterscheidung in Articulaten mit einfach durchbohrten und in solche mit doppelt durchbohrten Kelchgliedern von grosser Wichtigkeit.



Digitized by Google

inneren und einen äusseren, während die übrigen Crinoidea articulata nur einen einzigen besitzen. Nun liegt der Ort der Gabelung der interradiären Stämme der Faserstränge bei Encrinus in den Basalia des äusseren Kreises, während er bei Antedon (besonders deutlich in dem pentacrinoiden Jugendstadium) in den Kalkstücken des einzig vorhandenen Basalkreises gelegen ist. Daraus lässt sich der Schluss nicht zurückweisen, dass es der äussere Basalkreis des Encrinus ist, welcher dem einzigen Basalkreis der anderen articulaten Crinoideen homolog ist, ein Satz, welchen schon Beyrich, von anderen Gesichtspuncten ausgehend, klar und bestimmt ausgesprochen hat. Der innere Basalkreis der Gattung Encrinus aber ist ein derselben unter den Articulaten eigenthümliches Element (Nr. 1, p. 13).

Ich komme wieder auf das gekammerte Organ, das sogenannte Herz, zurück. Die obere und untere Wand der Kammern habe ich bereits beschrieben und auch den Seitenwänden schon einige Worte geschenkt. Es erübrigt mir also zu einer vollständigen Schilderung der Kammern die Aussenwände zu besprechen. Dieselben sind nach aussen gewölbt. In ihrer dorsoventralen Mittellinie, also genau in der Medianebene eines Radius, besitzen sie eine leistenförmige Verdickung (Fig. 29 *A*), die unbedeutend in's Lumen der Kammer vorspringt[1]. Genannte Leiste reicht nicht bis an die Uebergangsstelle der Aussenwand in den Boden der Kammer. An dieser Stelle ist vielmehr die Aussenwand von einem kleinen kreisrunden Loche (Fig. 29 *B*) durchbohrt, über dessen Natur uns Verticalschnitte durch die Kammern aufklären. An derartigen Schnitten (Fig. 27) erkennt man, dass jede Kammer sich dicht über dem Boden in ein Cirrhengefäss fortsetzt. Die Eintrittstelle dieses Cirrhengefässes in die Kammer ist das vorhin erwähnte Loch in ihrer Aussenwand.

Des Achsenstranges, um welchen die Kammern angeordnet sind, habe ich bereits mehrfach gedacht. Derselbe stellt ein Bündel nebeneinander verlaufender Gefässe dar. Sobald dies Gefässbündel unterhalb der Kammern angekommen ist, löst es sich, indem die einzelnen, dasselbe zusammensetzenden Gefässe aus der verticalen in eine horizontale und radiäre Richtung umbiegen, allmälig auf. Das Auseinanderfahren des Gefässbündels erfolgt nicht regellos, sondern die einzelnen Gefässe gruppiren sich in fünf Partien, deren jede radiär gerichtet ist und unter dem Boden je einer Kammer verläuft. Die fünf Gruppen bilden zusammen die Sternfigur die in Fig. 19 durch den

[1]) Angedeutet ist diese nach innen gerichtete Leiste in der Aussenwand einer jeden Kammer auch bei W. B. Carpenter (Nr. 5, Pl. 8, Fig. 4), der ihrer aber im Texte keine Erwähnung thut.


Digitized by Google

Boden der Kammern durchschimmert. Die fünf Spitzen des Sternes reichen in die umgebende Fasermasse, nach aussen von letzterer aber treten die Gefässe eines jeden Sternstrahles auseinander, um nach Durchsetzung des Centrodorsalstückes in je einen Cirrhus einzutreten und so zu Cirrhengefässen zu werden [1]). In günstig getroffenen Schnitten erweist sich der Querschnitt eines Sternstrahles aus einer grösseren Zahl dicht neben und übereinander verlaufender Gefässe zusammengesetzt. Ob die Kammern vermittelst ihrer dorsalen Oeffnungen mit den einen oder anderen dieser aus dem Achsenstrange kommender Cirrhengefässe communiciren oder nur mit einem, dieselben umgebenden Raume, ist schwer zu entscheiden. So weit meine Beobachtungen reichen, möchte ich das Erstere für wahrscheinlicher halten.

Ventralwärts sehen wir den Achsenstrang sich erheben in die Leibeshöhle. Um ihn und sich mit ihm sehr bald ganz vereinigend, lagern sich die fünf ventralen Fortsetzungen der Kammern und bilden so mit ihm ein einheitliches, in die Leibeshöhle aufsteigendes Organ, für welches ich oben schon den Namen »das dorsale Organ« vorschlug. Dasselbe hat eine unregelmässig gelappte Gestalt und erhebt sich in der intervisceralen Leibeshöhle, aber in nächster Nachbarschaft der axialen nach der Bauchseite hin bis in die Umgebung des Munddarmes. Seine Gestalt und Lagerung wird durch Fig. 57 u. 58, sowie Fig. 74 erläutert. Ueber den feineren Bau (Fig. 60) liess sich an meinen Präparaten nicht viel ermitteln. Eine äussere Hülle trägt innen ein cylindrisches Epithel; ob in jener Muskelfasern vorkommen, muss ich einstweilen noch unentschieden lassen. Mit Hülfe feiner bindegewebiger Fäden ist das dorsale Organ in den dasselbe bergenden Räumen der Leibeshöhle befestigt.

Mit Sicherheit konnte ich eine Verbindung des dorsalen Organs mit den Blutgefässen constatiren (Fig. 61), welche den Darmtractus umspinnen. Dieselben finden sich sehr zahlreich in den Maschenräumen der intervisceralen Leibeshöhle. Sie bilden durch reichliche Verästelung und Anastomosirung Blutgefässnetze (Fig. 52). In Bezug auf ihre feinere Structur bestehen die Blutgefässe aus einer dünnen Wandung, welche

1) GREEFF (Nr. 13, p. 91) beschreibt ausser den Cirrhengefässen noch eine Anzahl feiner Gefässe, die in dorsaler Richtung das Centrodorsalstück durchziehen und sich dadurch von den Cirrhengefässen unterscheiden, dass sie sich nicht in Cirrhen fortsetzen, sondern in dem mittleren von Cirrhen frei bleibenden Theile des Centrodorsalstückes dicht unter der Oberfläche endigen. Ich beobachtete diese Gefässe gleichfalls. Da es Antedon-Arten giebt, bei denen auch der mittlere Theil des Centrodorsale Cirrhen trägt (Antedon Eschrichtii z. B.), so betrachte ich jene unter der Oberfläche des Centrodorsale endigenden Gefässe des Antedon rosaceus als rudimentäre Bildungen.

Digitized by Google

ein inneres plattes Epithel, sowie auch Spuren eines äusseren Zellbelags trägt (Fig. 56). Es schien mir mitunter[1], als wenn die Blutgefässe der interviseeralen Leibeshöhle von einem stärkeren, einen dorsalen Gefässring darstellenden Gefässe herkämen, aber eingehende Untersuchung machte mich doch immer wieder schwankend in dieser Ansicht. Blutgefässe von ganz demselben Bau wie die hier aus der intervisceralen Leibeshöhle beschriebenen kommen auch in circumvisceraler Leibeshöhle, besonders unter den fünf Ventralcanälen vor und vermuthe ich, dass mit einem der letzteren auch der Blutraum in der Wandung der Genitalorgane im Zusammenhang steht. Bemerkenswerth ist, dass die Blutgefässe der Leibeshöhle in den Maschenräumen, welche sie durchziehen, vermittelst feiner Bindegewebsfäden aufgehängt sind, welche sich an ihre Aussenseite befestigen und in ihrem Baue sich nicht unterscheiden von den übrigen Bindegewebszügen der Leibeshöhle (Fig. 56). Aehnliche Aufhängefäden erwähnte ich vorhin von dem dorsalen Organ (Fig. 57—59).

Bevor wir die hier mitgetheilten Beobachtungen mit denjenigen anderer Forscher vergleichen, wollen wir dieselben noch einmal kurz recapituliren. Das in der intervisceralen Leibeshöhle in einer im Allgemeinen dorsoventralen Richtung verlaufende dorsale Organ steht mit den Blutgefässen, welche den Darm umgeben, in Zusammenhang. Zwischen den ersten Radialien verliert es seine gelappte Gestalt und wird zu einem strangförmigen Bündel von Gefässen, welches durch die Rosette hindurchtritt. Alsdann erweitern sich fünf peripherische Gefässe desselben in beträchtlicher Weise und werden im Centrodorsale zu fünf sich seitlich innig berührenden Kammern, in deren Mitte die übrigen nicht erweiterten Gefässe in Gestalt eines Achsenstranges verlaufen. Aus jeder Kammer geht peripherisch ein Gefäss in einen Cirrhus ab. Auch die Gefässe des Achsenstranges werden zu Cirrhengefässen, indem sie unterhalb der Kammern auseinandertreten, anfänglich durch ihre Gruppirung eine Sternfigur bilden und dann sich durch das Centrodorsalstück zu den Cirrhen begeben.

Die erste genauere Schilderung des dorsalen Organs und der damit in Verbindung stehenden Theile verdanken wir W. B. Carpenter (Nr. 3, Nr. 5). Derselbe, dessen Uebereinstimmung mit meinen eigenen Beobachtungen bezüglich mehrerer Puncte ich bereits hervorhob, beschreibt sowohl die radiären Faserstränge, als auch die Cirrhengefässe als solide Stränge im Gegensatz zu Joh. Müller (Nr. 26), welcher bekanntlich der Meinung war, dass die Kalkglieder der Arme und Cirrhen

1) So auch noch bei meiner vorläufigen Mittheilung (Nr. 22, p. 114).

Digitized by Google

von Gefässen (seinen »Centralcanälen«) durchzogen seien. Bezüglich der Cirrhengefässe kann ich, mit GREEFF (Nr. 12; 13, p. 91) übereinstimmend, der Ansicht CARPENTER's nicht beipflichten, wie aus meiner obigen Beschreibung derselben erhellt. Anders aber liegt die Sache mit Rücksicht auf die radiären Faserstränge. Ich sah auf Längs- und Querschnitte durch die radialen und brachialen Kalkglieder niemals ein deutliches Gefässlumen in den Fasersträngen. Auch GREEFF (Nr. 13, p. 94) giebt zu, dass man in nicht injicirten Exemplaren in Querschnitten durch die Kalkglieder meist einen soliden Strang finde; hingegen gelang es ihm an von dem dorsalen Scheitel aus injicirten Thieren in oder neben den Fasersträngen bis weit in die Arme hinein Gefässbahnen wahrzunehmen. Weiteren Untersuchungen wird es hoffentlich gelingen, hier einen völligen Einklang der Beobachtungen herzustellen.

GREEFF giebt ferner an, dass die fünf Kammern sich in zehn Gefässe öffnen, die in einen das fünfkammerige Organ (Herz GREEFF) mit seiner Fasermasse umgebenden Gefässring übergehen, aus welchem die fünf Hauptradiärgefässe der Arme entspringen. An Schnitten kann ich aber keine der genannten Theile, weder die zehn aus dem gekammerten Organ austretenden Gefässe, noch den Gefässring auffinden. Wie ich diesen durchaus negativen Befund mit GREEFF's anfänglich zwar sehr unbestimmten (Nr. 12, p. 26), dann aber mit Bestimmtheit wiederholten (Nr. 13, p. 93 u. 94) Angaben vereinbaren soll, vermag ich nicht zu sagen. Meine stets mit demselben Resultat öfter wiederholten Untersuchungen über die in Rede stehenden Verhältnisse haben mich nicht weiter geführt, als dass mir die obigen Angaben GREEFF's räthselhaft geblieben sind. Ich habe allerdings niemals wie GREEFF mit Hülfe von Injectionen untersucht (da ich keine Gelegenheit hatte, an lebenden Exemplaren zu arbeiten) und es ist möglich, dass darin vielleicht der Grund liegt, weshalb ich den Widerspruch unserer beiderseitigsn Beobachtungen nicht zu beseitigen vermag. Andererseits kann ich aber auch ein gewisses Misstrauen in die Resultate des Injectionsverfahrens nicht unausgesprochen lassen. GREEFF hat weiterhin fünf Gefässe angegeben, welche entweder von dem gekammerten Organ oder von dem von mir nicht aufgefundenen vorhin erwähnten Gefässring entspringen und im Gegensatz zu den fünf Radialgefässen interradiär gerichtet sind. »Die fünf interradialen Gefässe theilen sich alsbald, theils, wie es scheint, in die Interbrachialräume des Kelches, theils in die Rückenhaut der Arme übertretend und sich hier verzweigend« (Nr. 12, p. 26 u. 27). Auch diese interradiären Gefässe konnte ich nicht finden, wie sehr ich auch danach suchte. In seiner letzten Publication (Nr. 13) erwähnt übrigens GREEFF derselben nicht mehr da wo er die aus dem gekammer-

Digitized by Google

ten Organ tretenden Gefässe beschreibt. Erwähnenswerth ist, dass in der ältesten Beschreibung des »Herzens«, die wir besitzen, derjenigen von HEUSINGER, Aeste desselben in ähnlicher Weise angegeben werden, wie bei GREEFF. HEUSINGER sagt: Aus dem Centralorgan (fünfkammeriges Organ) »lassen sich leicht 10 Gefässe verfolgen, von denen mir 5 in den Zwischenräumen der Strahlen verschwanden, ohne dass ich sie weiter verfolgen konnte. Dagegen konnte ich die anderen fünf sehr leicht in die Canäle der Strahlen verfolgen; ein jedes theilt sich in zwei Aeste für zwei Strahlen, aus diesem entspringen dann kleinere Aeste für die Nebenstrahlen« (Nr. 15, p. 373). Wie aber aus seinen Abbildungen hervorgeht, sind die von ihm aufgeführten radiären Gefässe identisch mit den radiären Fasersträngen, seine interradiären Gefässe vielleicht mit den fünf obersten, stärksten Cirrhengefässen. Für GREEFF's Auffassung beweisen die HEUSINGER'schen Angaben indessen nichts, denn letztgenannter Forscher unterschied, wie bei den von ihm angewandten sehr schwachen Vergrösserungen erklärlich, noch nicht zwischen den Fasersträngen und den mit einem Lumen und besonderer Wandung versehenen wirklichen Gefässen.

TEUSCHER's Angaben über den Bau des gekammerten Organs und die damit in Verbindung stehenden Theile machen gleichfalls eine kurze Besprechung nöthig. Er bezeichnet das gekammerte Organ als »Gefässcentrum«, wie mir scheint mit Unrecht, wie wir nachher sehen werden. In Bezug auf den complicirten Verlauf der Faserstränge in den Kalkgliedern des Kelches bleibt er hinter dem schon durch W. B. CARPENTER Festgestellten zurück, dessen einschlägige Angaben ihm ganz unbekannt geblieben zu sein scheinen[1]. Für die von GREEFF, wie vorhin erwähnt, angegebenen zehn Gefässe aus dem gekammerten Organ und den von ihnen gebildeten Gefässring finde ich auch in TEUSCHER's Beschreibung und Abbildungen keinerlei Handhabe zur Aufklärung[2]. Von den Cirrhengefässen giebt TEUSCHER an, dass in ihnen von Anfang bis zu Ende ein dünner Strang verlaufe, den er aus der Fasermasse, welche die Cirrhengefässursprünge umhüllt, entspringen lässt. Da er aber andererseits richtig sagt, dass die Cirrhengefässe aus

1) Wie sich denn überhaupt in der Abhandlung dieses Forschers über Comatula mediterranea eine auffällige Vernachlässigung der Literatur bemerkbar macht.

2) TEUSCHER versucht allerdings (Nr. 37, p. 278) seine Beobachtungen mit GREEFF's Injectionsbefunden in Einklang zu bringen, aber in einer Weise, welcher ich mich nicht anzuschliessen vermag; dafür sind mir die Beobachtungsfehler, welche TEUSCHER GREEFF zuschiebt, denn doch zu stark. Nach TEUSCHER soll GREEFF die Dorsalcanäle (TEUSCHER's Muskelgefässe) der Arme und der oralen Pinnulae als aus dem gekammerten Organ (Herz GREEFF, Gefässcentrum TEUSCHER) kommende radiäre und interradiäre Gefässe beschrieben haben!

Digitized by Google

dem Achsenstrange (seiner Columella) entstehen, so ist nicht einzusehen, wie jene dünnen Stränge aus der nach auswärts von dem Achsenstrange[1]) gelegenen Fasermasse in die Cirrhengefässe hineinkommen.

Ich nehme diese Gelegenheit wahr, um meine eigenen Beobachtungen über die Cirrhengefässe hier einzuflechten. Auf Längsschnitten durch ein Cirrhengefäss von Antedon rosaceus erhält man meist das von Teuscher richtig beschriebene Bild: in dem Gefäss verläuft ein leicht granulirter, längsstreifiger, dünner Strang. Macht man aber Querschnitte, so zeigt sich, dass dieser Strang nicht frei im Lumen des Gefässes liegt, sondern vielmehr eine in der Mitte verdickte Scheidewand darstellt, welche das Lumen in zwei Hälften theilt (Fig. 31 u. 32). Genaues Studium der Ursprungsstellen der Cirrhengefässe aus dem Achsenstrang führt zu der Erkenntniss, dass jene Scheidewand in den Cirrhengefässen gleichfalls aus dem Achsenstrange abstammt, keineswegs aber, wie Teuscher meint, aus der Fasermasse sich ableitet. Letztere betheiligt sich vielmehr in anderer Weise an den Cirrhengefässen, indem sie eine faserige Umhüllungsmasse für dieselben liefert. Bei Antedon Eschrichtii fand ich an Quer- und Längsschnitten durch Cirrhen einige Abweichungen von Antedon rosaceus bezüglich des Baues der Cirrhengefässe. Zunächst ist hier die die Gefässe umhüllende Fasermasse mächtig entwickelt, dann aber besitzen die Cirrhengefässe das eine Mal gar keine innere Scheidewand (Fig. 33) das andere Mal ist eine solche vorhanden, welche sogar mitunter (Fig. 34) das innere Lumen in drei Theile zerlegt.

Das dorsale Organ habe ich bis in die Umgebung des Munddarmes verfolgt, ohne über sein genaueres Verhalten daselbst zu genügender Klarheit zu kommen. Nach W. B. Carpenter löst sich dasselbe (seine »axial prolongation«) dort in ein Geflecht auf, aus welchem die Genitalstränge der Arme ihre Entstehung nehmen. Wenn er auch bei erwachsenen Thieren diesen Zusammenhang der Genitalstränge mit dem dorsalen Organ nicht ganz unzweifelhaft erkannte, so konnte er ihn doch in dem pentacrinoiden Jugendstadium mit Sicherheit nachweisen (Nr. 5, p. 220 u. 221). Auch Greeff (Nr. 13, p. 90 u. 91) ist der Ansicht, dass das dorsale Organ (seine dorsoventrale Gefässachse«) in Zusammenhang steht mit einem adoralen Gefässnetze[2]). Dieser Ansicht schliesse ich mich an und füge dem hinzu,

1) Dass der Achsenstrang (Teuscher's Columella) nur fünf nebeneinander liegende Gefässe enthalte, vermag ich nicht zu bestätigen; ich sehe auf dem Querschnitt des Achsenstranges stets mehr als fünf Oeffnungen.

2) Derselbe Forscher beschreibt bei der pentacrinoiden Larve in einem noch früheren Stadium als dem von Carpenter untersuchten einen unmittelbaren Zusammenhang des dorsalen Organs mit einem den vorderen Theil des Darmes umgebenden Ringcanal, den er als Blutsinus bezeichnet.

Digitized by Google

dass es mir jene, vom oralen Blutgefässringe herabhängenden Aussackungen (Fig. 39 *B'*; Fig. 74 *B'*) zu sein scheinen, mit welchen (vielleicht nur mit einem einzigen derselben) das dorsale Organ oder vielmehr der Gefässplexus, in welches dasselbe sich auflöst, in Zusammenhang steht. Auch das centrale Ende der Genitalstränge in der Scheibe habe ich nicht sicher erkannt; nach meinen einschlägigen Beobachtungen aber glaube ich, dass W. B. Carpenter das Richtige getroffen hat, wenn er dieselben mit den unter den Ventralcanälen der Scheibe hinziehenden Blutgefässen, die selbst gleich den intervisceralen Blutgefässen aus dem dorsalen Organe kommen, sich verbinden lässt. Sind diese Ansichten wirklich den Thatsachen conform, dann haben wir hier einen Organcomplex vor uns, dessen Hohlräume sämmtlich miteinander communiciren und den wir in seiner Gesammtheit als das Blutgefässsystem der Crinoideen bezeichnen dürfen. Als Centralorgan desselben ist offenbar derjenige Abschnitt zu bezeichnen, den wir bisher immer als dorsales Organ unterschieden [1]). Von Interesse wäre es, am lebenden Thiere zu constatiren, ob dies Centralorgan sich contrahirt und sonach im Stande ist, in der Flüssigkeit des ganzen Blutgefässsystems eine Bewegung zu unterhalten. Von dem Centralorgan gehen Blutgefässe ab, welche den Darm umspinnen, ferner solche, welche unter den Ventralcanälen der Scheibe und weiterhin der Arme und Pinnulae verlaufen. Weiterhin steht das Centralorgan in Verbindung mit dem oralen Blutgefässringe, aus welchem die Nervengefässe in die Radien gehen. Endlich setzt sich das Centralorgan des Blutgefässsystems in Gestalt eines Gefässbündels fort in das Centrodorsalstück, woselbst fünf peripherische Canalräume desselben anschwellen und so die fünf Kammern bilden, aus welchen fünf Cirrhengefässe abgehen; die übrigen, centralen Gefässe werden gleichfalls zu Cirrhengefässen. In dem Durchschnitt Fig. 74 habe ich mit Absicht die allerdings höchst wahrscheinlich vorhandene Verbindung des dorsalen Organs mit einer (oder mehreren) Aussackungen des oralen Blutgefässringes, sowie auch das centrale Ende des Genitalstranges ungewiss gelassen, da ich, wie sehr ich auch von der Richtigkeit obiger Vermuthungen überzeugt bin, nichts einzeichnen mochte, was ich nicht sicher gesehen habe.

### Die Pinnulae orales.

Die untersten Pinnulae der Arme hat W. B. Carpenter als Pinnulae orales von den übrigen unterschieden. Sie zeigen in ihrem Baue Ab-

1) Für dies Gebilde allein wäre die Bezeichnung Herz zulässig, nicht aber für die fünf Kammern im Centrodorsale.

Digitized by Google

weichungen, welche sie auf eine niedere Organisationsstufe stellen. Wie auch W. B. CARPENTER (Nr. 5, p. 222) beobachtet hat, fehlt ihnen vor Allem die Tentakelrinne. Ferner dringt auch kein Zweig des Genitalstranges des Armes in sie ein, mit welchem Mangel gleichzeitig das Fehlen des Genitalcanales verbunden ist. Betrachten wir einen Querschnitt durch eine orale Pinnula von Antedon rosaceus (Fig. 55), so tritt uns über dem Kalkgliede und dessen Muskeln die Fortsetzung der Leibeshöhle in Gestalt zweier durch eine Membran geschiedener Räume entgegen, welche uns von den Armen und übrigen Pinnulae her als Dorsalcanal und Ventralcanal bekannt sind. Ersterer besitzt in seiner dorsalen Wandung dieselben Wimperbecher, welche in den anderen Pinnulae vorkommen. Letzterem fehlen die Septalstränge. Den zwischen Beiden im Arm und den anderen Pinnulae gelegenen Genitalcanal mit dem Genitalstrange vermissen wir hier. Das Wassergefäss giebt keine seitlichen Aeste ab; es fehlen die Tentakel und mit ihnen die Tentakelrinne. Die kugeligen Körper aber, die das Wassergefäss überall begleiten, sind auch hier vorhanden. Fraglich ist mir geblieben, ob die oralen Pinnulae einen Zweig des radiären Nerven besitzen oder nicht. Nicht uninteressant ist es, darauf hinzuweisen, dass die Organisation der oralen Pinnulae dieselbe ist, welche auch allen anderen Pinnulae, sowie dem Arme selbst an der Spitze zukommt. Auch dort findet sich kein Genitalcanal, keine Tentakelrinne, keine Tentakel, wohl aber noch das Wassergefäss, die kugeligen Körper, Dorsal- und Ventralcanal, welche letztere sich schliesslich zu einem einzigen Raume vereinigen (vergl. Anatomie der Arme). Tentakellose (= Füsschenlose) Wassergefässe, wie hier in bestimmten Theilen des Crinoideenkörpers, finden sich bekanntlich auch bei anderen Echinodermen, z. B. bei Molpadiden.

## Die Kalkkörper.

Am Schlusse dieser anatomischen Beiträge mögen noch einige Zeilen den Kalkkörpern gewidmet sein, welche man, abgesehen von den grösseren Kalkgliedern des Kelches und der Radien, in dem Bindegewebe an den verschiedensten Stellen findet. Der kleinen ästigen Kalkgebilde aus den Saumläppchen der Tentakelrinnen ist bereits bei der Schilderung der Arme gedacht worden (PERRIER Nr. 30). In dem Bindegewebe der Scheibe sind Kalkkörper sehr zahlreich vorhanden. Sie kommen dort erstens vor in der Körperwand selbst und finden sich hier besonders zahlreich in der Umgebung des Wassergefässringes, sowie rechts und links von den Tentakelrinnen; sie besitzen hier eine unregelmässige netzförmige und ästige Gestalt bei sehr verschiedener

Digitized by Google

Grösse (Fig. 39), und sind meist nach mehreren Richtungen hin entwickelt, so dass sie dadurch oft die Form allseitig durchbrochener Nester annehmen. Zweitens kommen sie nicht minder zahlreich in den Bindegewebszügen der Leibeshöhle, namentlich der intervisceralen Leibeshöhle vor und erreichen ihre stärkste Ausbildung in dem Bindegewebe des Eingeweidesackes [1]). Diese Kalkkörper der Leibeshöhle sind hinsichtlich ihrer Gestalt nicht streng zu sondern von denjenigen der Körperwand, da sich (Fig. 69—72) häufige Zwischenformen finden; meist jedoch sind sie im Gegensatz zu jenen vorzüglich in einer Ebene ausgebildet und haben so eine platte Gestalt erhalten, welche gewöhnlich nur von kurzen Fortsätzen nach der einen oder anderen Seite hin überragt wird. In Fig. 39 erblickt man eine grössere Anzahl Kalkkörper in den Gewebszügen der Leibeshöhle. Nur wenige kleinere liegen so, dass sie dem Beschauer ihre Fläche zukehren, die meisten zeigen ihre Kante und kehren die eine ihrer beiden Flächen dem Centrum der Scheibe zu. Joh. Müller (Nr. 26, p. 231) unterscheidet die netzförmigen Kalkkörper (Fig. 72) von »gestreiften, unregelmässigen, breiteren Ablagerungen einer anderen zerbrechlichen, durchsichtigen Substanz, welche von Essigsäure ohne Aufbrausen gelöst wird«. Diese Unterscheidung ist indessen nicht haltbar; denn es finden sich, was die Form angeht, alle Uebergänge zwischen den Kalknetzen (Fig. 69, 72) und den plattenförmigen Ablagerungen (Fig. 68, 70); der Uebergang geht in der Weise vor sich, dass die Kalknetze ihren zackigen Contour immer mehr abrunden und die sie durchbohrenden Löcher bis zum schliesslichen Schwunde verkleinern (Fig. 71). In den ausgebildeten Platten sieht man oft noch einige wenige radiär auseinander strahlende schlitzförmige Oeffnungen, sowie ganz niedrige bald sich verlierende Leisten, welche von dem Rande der Platte gegen die Mitte hin gerichtet sind (Fig. 68, 70). Bezüglich des chemischen Verhaltens der Platten kann ich keinen Unterschied von den Kalknetzen finden [2]). Setze ich zu den dünnen isolirten plattenförmigen Ablagerungen Essigsäure zu, so findet allerdings keine so lebhafte Gasentwicklung statt, wie bei den stärkeren netzförmigen Ablagerungen. Die Gasentwicklung ist so gering, dass man sie erst mit Zuhülfenahme des Mikroskopes er-

1) Dieselben sind zuerst beobachtet von Dujardin (Nr. 6*a*).

2) Aus Joh. Müller's Tafelerklärung (Nr. 26, p. 248) geht übrigens hervor, dass er bezüglich der chemischen Reaction der plattenförmigen Ablagerungen seiner Sache nicht ganz gewiss war. Es scheinen diese plattenförmigen Ablagerungen Joh. Müller's zu sein, aus welchen Teuscher (Nr. 37, p. 260) »helle Stäbchen, welche den Säuren widerstehen sollen« macht und von denen er nichts bemerken konnte.

Digitized by Google

kennt; dann aber erblickt man ganz deutlich, wie sich bei der Auflösung der anorganischen Substanz der Platten kleine Gasbläschen bilden. Die plattenförmigen Kalkkörper zeigen eine namentlich bei allmäliger Einwirkung der Säure sehr augenfällig auftretende unregelmässig concentrische Schichtung.

## III. Allgemeine Bemerkungen.

In diesem letzten Abschnitte der vorliegenden Abhandlung sollen die wichtigsten Puncte aus der Anatomie der einzelnen Organsysteme der Crinoideen nochmals zusammengefasst und daran einige, insbesondere vergleichend-anatomische Bemerkungen geknüpft werden. Ich behandele der Reihenfolge nach das Nervensystem, das Wassergefässsystem, das Blutgefässsystem, die Geschlechtsorgane und die Leibeshöhle.

### Das Nervensystem.

Nachdem durch W. B. Carpenter (Nr. 3, 4, 5) und Semper (Nr. 35) nachgewiesen war, dass der von Joh. Müller als Nerv beschriebene Strang zu den Generationsorganen gehöre (Genitalstrang), war man zunächst in völliger Unkenntniss über das Nervensystem der Crinoideen. Carpenter suchte diese Lücke auszufüllen durch die Vermuthung, die Faserstränge in den radiären Kalkgliedern seien Nerven und das gekammerte Organ im Centrodorsale repräsentire deren Centralorgan. Semper äusserte die gleiche Vermuthung, warf aber zugleich die Frage auf, ob nicht ein anderes von ihm bei Actinometra armata aufgefundenes Gebilde (sein Strang $x$) gleichfalls zu dem gesuchten Nervensystem gehöre. Die letztere Frage hat durch P. H. Carpenter (Nr. 2), wie wir oben sahen, ihre Erledigung gefunden; derselbe zeigte, dass Semper's Strang $x$ eine keineswegs continuirliche, sondern in Abständen unterbrochene, pigmentirte, zellige Verdickung des zwischen Wassergefäss und Ventralcanal befindlichen Gewebes sei.

In ein neues Stadium trat die Frage nach dem Nervensystem der Crinoideen durch den zuerst von mir (Nr. 22), dann auch von P. H. Carpenter (Nr. 2) und Teuscher (Nr. 37) erbrachten Nachweis, dass unter dem Epithel der Tentakelrinne und des Mundeinganges sich dieselben Elemente wiederfinden, die bei den Asteriden als Nervenelemente aufgefasst werden. Von vergleichend-anatomischem Standpuncte ist der Schluss vollkommen gerechtfertigt, dass jene subepithelialen Gebilde auch bei den Crinoideen das Nervensystem darstellen. Dieselben sind feine Längsfasern mit dazwischen liegenden oder, wie mir wahrscheinlicher ist, in ihren Verlauf eingeschalteten Zellen. In einem jeden Am-

Digitized by Google

bulacrum bilden sie ein plattes Band, den radiären Nerven; am Munde vereinigen sich die fünf radiären Nervenbänder zu einem diesen umgebenden, ebenfalls platten Nervenringe. Es kehren also bezüglich des Nervensystems bei den Crinoideen dieselben Verhältnisse wieder, die uns von den übrigen Echinodermen bekannt sind und es besitzen also alle Echinodermen ohne Ausnahme einen den Mund umgebenden Nervenring und fünf davon ausstrahlende radiäre Nervenstämme, welch' letztere stets unter der Tentakelrinne (Asteriden, Crinoideen) oder den an ihre Stelle tretenden Gebilden (Ophiuriden, Echinoideen, Holothurien) gelegen sind.

Ueber die der Tentakelrinne der Crinoideen und Asteriden homologen Theile der Ophiuriden, Echinoideen und Holothurien habe ich eine von Greeff's Anschauung (Nr. 11, p. 168) abweichende Meinung geäussert (Nr. 22, p. 107), auf welche ich indessen hier nicht näher eingehen will, da ich im Verlaufe meiner Echinodermenstudien Gelegenheit finden werde, ausführlich darauf zurückzukommen.

Hinsichtlich der Nerven der Asterien und deren Vergleichung mit den Nerven der Crinoideen sei bemerkt, dass Greeff (Nr. 10, p. 95, 101. Nr. 12, p. 21) bei beiden Gruppen zwischen dem eigentlichen Epithel der Tentakelrinne und dem darunter gelegenen aus Längsfasern gebildeten Bande (dem Nerven) keine Unterscheidung macht, sondern die ganze epitheliale Auskleidung der Tentakelrinne mitsammt der darunter befindlichen Längsfaserschicht als Nervenband bezeichnet. Auf eine ausführliche Discussion dieser Auffassung Greeff's sowie auch der davon wesentlich differirenden, kürzlich von Lange (Nr. 18) vorgetragenen Ansichten einzugehen, kann an diesem Orte nicht meine Absicht sein, um so weniger, als ich Untersuchungen über das Nervensystem der Echinodermen überhaupt, welche ich seit längerer Zeit begonnen, in extenso hoffe mittheilen zu können, sobald ich zu einem Abschlusse derselben gekommen bin. Nur mit Rücksicht auf die im Vergleich zu den Crinoideen uns ganz besonders interessirenden Nerven der Asterien möchte ich schon hier meine Ansicht dahin aussprechen, dass die subepitheliale Faserlage, welche durchsetzt wird von fadenförmigen Verlängerungen des darüber gelegenen Epithels allein den Nerven darstellt. Diese Faserlage ist es denn auch, die wir bei den Crinoideen wiederfanden und es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass wenn sie bei den Asterien nervöser Natur ist — und dafür spricht vor allen Dingen ihre Verbindung mit Sehorganen — sie auch bei den Crinoideen die gleiche Eigenschaft besitzt.

Dürfen wir es demnach als sichergestellt betrachten, hier das gesuchte Nervensystem der Crinoideen vor uns zu haben, so bedarf doch

Digitized by Google

noch jene andere von W. B. Carpenter in den Vordergrund der Discussion geschobene Frage einer Erörterung, ob nämlich nicht auch die Faserstränge und das gekammerte Organ zum Nervensystem gehören? Indem wir in diese Besprechung eintreten, möge vorausgeschickt werden, dass W. B. Carpenter (Nr. 6, p. 2) und nicht minder P. H. Carpenter (Nr. 2, p. 578, 583) einräumen, dass das dem Nervensystem der übrigen Echinodermen morphologisch gleichwerthige Gebilde der Crinoideen in dem von mir entdeckten subepithelialen oralen Nervenringe und den davon ausstrahlenden radiären Nerven gegeben sei. Es handelt sich nur darum ob ausser diesen ambulacralen[1]) Nervensystem die Crinoideen in dem gekammerten Organ und den Fasersträngen auch noch ein bis jetzt bei den übrigen Echinodermen völlig unbekanntes antiambulacrales Nervensystem besitzen. Es ist einleuchtend, von welcher Tragweite für die vergleichende Anatomie und deren Schlussfolgerungen die bejahende oder verneinende Beantwortung dieser Frage ist. Die beiden Carpenter sind der entschiedenen Ansicht, dass wirklich das gekammerte Organ und die Faserstränge ein antiambulacrales Nervensystem darstellen und sind geneigt dasselbe in physiologischer Hinsicht als ein motorisches Nervensystem dem ambulacralen, das sie als ein sensitives bezeichnen, entgegenzustellen. Die Beweisgründe, welche sie für die Nervennatur der Faserstränge und des gekammerten Organes anführen sind zweierlei Art: erstens morphologische, zweitens physiologische. Betrachten wir zunächst jene.

W. B. Carpenter constatirt selbst, dass die Faserstränge nicht die characteristische Natur des Nervengewebes besitzen, glaubt aber dennoch darin, dass er bei Antedon celticus zwischen den Kalkgliedern der Arme paarige Zweige von ihnen abgehen sah, welche sich an den Muskeln verästeln, einen genügenden Grund zu sehen um sie als Nerven anzusprechen (Nr. 5, p. 221). Noch ausführlicher beschreibt P. H. Carpenter Zweige der Faserstränge (Nr. 2, p. 584). Nach seinen Beobachtungen schwellen bei Actinometra armata und Actinometra nigra die Faserstränge in der Mitte jedes Kalkgliedes der Arme und Pinnulae beträchtlich an und geben an dieser Stelle vier Hauptzweige ab. Zwei derselben ziehen ventralwärts und lösen sich in zahlreiche Zweige auf von denen eine Anzahl bis in die Saumläppchen sich verfolgen liessen. Die beiden anderen Hauptzweige scheinen zum Theil einzutreten in das Grundgewebe der Kalkglieder, zum Theil aber sich mit Epidermis-Bildungen (Tastpapillen?) in Verbindung zu setzen. Weniger deutliche Zweige der Faserstränge hat derselbe Forscher auch bei Antedon Eschrichtii

1) Wegen seiner Lagebeziehung zum Wassergefässsystem möge es so heissen.

Digitized by Google

beobachtet. Die Abgabe von Zweigen beweist nun aber an und für sich genommen durchaus nicht die nervöse Natur der Faserstränge. Da ferner P. H. Carpenter die Verbindung der Zweige mit Bildungen der Oberhaut, die allenfalls als Sinnesorgane gedeutet werden könnten, nur als wahrscheinlich hinstellt, nicht aber mit aller wünschenswerthen Sicherheit beobachtet hat, so kann dieselbe auch nicht als Beweismittel benutzt werden. Von den Zweigen aber, welche nach P. H. Carpenter überzugehen scheinen »into the plexus of tissue forming the organic basis of the skeleton« ist doch wohl kaum anzunehmen, dass sie nervöser Natur sind. Sie sprechen viel eher für die Ansicht, dass die Faserstränge als unverkalkt gebliebene Theile des skeletbildenden Gewebes aufzufassen sind, welche die Bestimmung haben, die für den Aufbau und die Ernährung der Kalkglieder nöthigen Substanzen aus dem Blutgefässsystem aufzunehmen und an die Stelle ihrer Verwendung überzuführen. Was endlich die von W. B. Carpenter behaupteten Zweige an die Muskeln anlangt, so war es mir bis jetzt nicht möglich mich von deren Vorhandensein zu überzeugen. Sonach vermag ich in den von den beiden Carpenter angeführten anatomischen Verhältnissen keinen Beweis dafür zu finden, dass die Faserstränge Nerven sind.

Wir wenden uns also zu Betrachtung des physiologischen Beweises, welchen W. B. Carpenter für die nervöse Natur der Faserstränge und des gekammerten Organs erbracht zu haben glaubt. Die von ihm angeführten Experimente sind so interessant, dass ich mir nicht versagen kann, dieselben hier mitzutheilen.

1) Wird die Eingeweidemasse aus der Scheibe entfernt, so dass nur der Kelch mit den Armen übrig bleiben und wird dann von der Ventralseite her zwischen den ersten Radialien hindurch mit einer Nadel ein Reiz auf das gekammerte Organ ausgeübt, so schlagen alle Arme plötzlich und gleichzeitig zusammen.

2) Wird ein derartig behandeltes Individuum ins Wasser zurückgesetzt, so schwimmt es in derselben Weise vermittelst alternirender Bewegung der Arme, wie dies W. B. Carpenter vom unversehrten Thiere ausführlich beschreibt.

3) Wird einem Individuum das Centrodorsale mit dem darin befindlichen gekammerten Organ ausgeschnitten und dann das Thier ins Wasser zurückgesetzt, so bewegen sich die Arme nicht, sondern bleiben unbeweglich in gestrecktem Zustande.

4) Durchschneidung der Weichtheile, also auch der ambulacralen Nerven an einem einzelnen Arme stört die Regelmässigkeit in der Bewegung dieses und der übrigen Arme nicht (Nr. 4, p. 6).

Digitized by Google

5) Anätzung des Faserstranges eines Armes hat eine starre Streckung des letzteren zur Folge (Nr. 6, p. 3).

W. B. CARPENTER schliesst aus diesen Versuchen, dass das gekammerte Organ das nervöse Centrum für die coordinirten Bewegungen der Arme beim Schwimmen ist und dass die Faserstränge die peripherischen Theile desselben sind. Ich muss gestehen, dass diese Experimente sehr für CARPENTER's Ansicht zu sprechen scheinen. Da ich indessen selbst nicht in der Lage war dieselben zu wiederholen, darf ich mir nicht erlauben, eine ins Einzelne gehende Kritik an sie anzulegen [1]), sondern kann nur im Allgemeinen mein Bedenken darüber aussprechen, dass der experimentelle Nachweis von Reizleitungen bei allen Thieren ausnahmslos die Existenz anatomisch demonstrirbarer Nervenbahnen fordere. Aber selbst wenn wirklich die Faserstränge Nerven sind, so erheben sich sofort auch von physiologischem Gesichtspuncte aus Schwierigkeiten, die von CARPENTER unbeachtet geblieben sind. Sind die Faserstränge der Arme und Pinnulae Nerven, so müssen es auch bei ihrer gleichen Structur und gleichen Herkunft die Faserstränge in den Kalkgliedern der Cirrhen sein. Die Cirrhen besitzen nun aber keine Muskeln, also auch keine willkürliche Bewegung, wie Joh. MÜLLER (Nr. 26, p. 186) mit aller Bestimmtheit, gestützt auf zahlreiche Beobachtungen, hervorhebt. Wozu also ein dieselben in ihrer ganzen Länge durchziehender (motorischer) Nervenstrang?

Bei dieser Lage der Sache vermag ich CARPENTER's Ansicht, dass die Faserstränge Nerven seien und folglich den Crinoideen im Gegensatz zu den übrigen Echinodermen ausser dem ambulacralen noch ein antiambulacrales Nervensystem zukomme, nicht zu theilen, sondern halte zunächst fest an der anderen vorhin geäusserten Auffassung der Faserstränge.

Nicht zu verkennen ist, dass hinsichtlich der peripherischen Verbreitung der ambulacralen Nervenbahnen noch namentlich eine Lücke sich fühlbar macht, ich meine die Beziehung der Nerven zu den Muskeln. Weiteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten zu zeigen, ob die radiären Nerven Aeste zu den Muskeln abgeben oder nicht.

1) Nur zu Experiment 5 möchte ich mir eine Bemerkung gestatten. Nach CARPENTER hat die durch Anätzung herbeigeführte Reizung des Faserstranges im Arme ein Aufhören der Bewegungen desselben zur Folge. Damit steht aber die Beobachtung DUJARDIN's (Nr. 6a) nicht recht in Einklang, welcher von abgebrochenen Armen oder Pinnulae angiebt, dass sie »conservent le mouvement vital pendant plusieurs heures«; denn beim Abbrechen des Armes wird auch der Faserstrang zerrissen, also ein sehr energischer Reiz auf ihn ausgeübt.



Digitized by Google

## Das Wassergefässsystem.

Blicken wir zurück auf die thatsächlichen Verhältnisse, welche wir in dem speciellen Theile dieser Abhandlung sowohl in dem Abschnitte über die Anatomie der Arme als in dem über den Bau der Scheibe hinsichtlich der Wassergefässe und deren Anhangsgebilde kennen gelernt haben, so ist die wesentliche Uebereinstimmung mit dem gleichnamigen Organsystem der übrigen Echinodermen augenscheinlich. Es besteht dasselbe hier wie dort aus zwei Haupttheilen, erstens dem den Mund umkreisenden Wassergefässringe und zweitens den davon ausstrahlenden radiären Wassergefässen.

Anhangsgebilde des Wassergefässsystems der Echinodermen sind einerseits über die Körperoberfläche hinausragende, je nach der Function Füsschen oder Tentakel genannte Ausstülpungen, anderseits in die Leibeshöhle hängende meist ampullenförmige Ausweitungen (Füsschen- und Tentakelampullen, Poli'sche Blasen), welche zur Schwellung der Füsschen und Tentakel und zur Bewegung der Flüssigkeit im Wassergefässsystem überhaupt dienen. Die ersterwähnten Anhangsgebilde fehlen auch den Crinoideen nicht, denn ihre Tentakel sind ganz evident den Füsschen der übrigen Echinodermen morphologisch gleichwerthig. Dass dieselben hier in keiner Beziehung zur Ortsbewegung des Thieres stehen, ist für die morphologische Vergleichung gänzlich belanglos und kommt überdies auch bei anderen Echinodermen vor; so sind, um nur eines der zahlreichen Beispiele zu nennen, die Füsschen des Bivium's vieler Holothurien zu sogenannten Ambulacralpapillen geworden. An ein Homologisiren der Tentakel der Crinoideen mit den Hautkiemen der Asterien (W. B. Carpenter Nr. 5, p. 224) kann gar nicht gedacht werden, denn letztere sind Ausstülpungen der Leibeshöhle, die in keinerlei anatomischer Verbindung mit den Wassergefässen stehen. Es fragt sich nun aber weiterhin, ob denn auch die nach innen gerichteten Anhänge der Wassergefässe (die Ampullen und Poli'schen Blasen) der übrigen Echinodermen bei den Crinoideen vorkommen. In dieser Beziehung sind die Crinoideen entschieden niedriger organisirt, denn es finden sich jene nach innen gerichteten ampullenförmigen Aussackungen, soweit wir bis jetzt wissen, nirgendwo an ihren Wassergefässen. Es haben aber diese Gebilde bei ihnen einen Ersatz gefunden in den von den queren Muskelfäden durchzogenen seitlichen Theilen der Wassergefässe. Es ist leicht ersichtlich, dass durch die Contraction dieser Muskelfäden die untere Wand des Wassergefässes der oberen genähert wird. Da nun ein jeder von den Muskelfäden durchzogene Bezirk einem Ramus tentacularis des Wassergefässes gegenüber liegt

Digitized by Google

(vergl. Fig. 47), so wird durch die Contraction der Muskelfäden die Flüssigkeit aus dem betreffenden Bezirke hinüber getrieben in den Tentakelast und weiterhin in die Tentakel selbst. Ausser dieser physiologischen Erwägung spricht aber auch ein morphologischer Grund dafür, dass die Ampullen der übrigen Echinodermen bei den Crinoideen durch die Bezirke der das Lumen der Wassergefässe durchsetzenden Muskelfäden vertreten werden. Es kommen nämlich, wie bei der Anatomie der Arme berichtet wurde, in den Ampullen anderer Echinodermen (der Echinen) gleichfalls derartige Muskelfäden vor.

Das Wassergefässsystem der Echinodermen besitzt besondere Zuleitungsorgane; es sind das die als Steincanäle und Madreporenöffnungen bekannten Bildungen. Es erhebt sich nun die Frage wie sich in dieser Hinsicht die Crinoideen verhalten. Was zunächst die Steincanäle betrifft, so haben wir die an dem Ringcanal des Wassergefässsystems hängenden in die Leibeshöhle sich öffnenden Schläuche als solche kennen gelernt. Es ist dabei selbstverständlich ohne tiefere Bedeutung, dass diese Zuleitungsorgane des Wassergefässsystems bei den bis jetzt untersuchten Crinoideen keine Verkalkungen in ihrer Wandung besitzen und demnach dem Namen Steincanäle keine Ehre machen. Die den Madreporenöffnungen der anderen Echinodermen morphologisch gleichwerthigen Gebilde der Crinoideen sehe ich in den Kelchporen. Die ausführliche vergleichend-anatomische Begründung dafür, dass die Schläuche am Ringcanal Steincanäle, die Kelchporen aber Madreporenöffnungen sind, würde hier zu weit führen, da eine Reihe von neuen darauf bezüglichen Beobachtungen an anderen Echinodermen vorgelegt werden müssten. Ich beabsichtige vielmehr diesen Punct, die vergleichende Anatomie des Madreporenapparates und der Steincanäle der Echinodermen zum Gegenstand einer besonderen Studie zu machen.

Indem ich gestützt auf die mitgetheilten Thatsachen und die daran geknüpften Erörterungen den schon früher (Nr. 21, p. 362) von mir ausgesprochenen Satz, dass die Crinoideen »ein echtes Wassergefässsystem in der für alle Echinodermen typischen Ausbildung besitzen« wiederhole, wende ich mich zu den dagegen gemachten Einwürfen. Dieselben sind erstlich anatomischer, zweitens entwicklungsgeschichtlicher Natur. W. B. Carpenter (Nr. 5, p. 214) behauptet, das Wassergefässsystem besitze bei den Crinoideen keinen distincten Ringcanal. Semper (Nr. 36, p. 60) geht noch weiter und stellt überhaupt bei ihnen die Existenz des ganzen Wassergefässsystems in Abrede. Da aber Semper, wie ich annehmen darf, an den unter



Digitized by Google

seinen Augen angefertigten Präparaten P. H. Carpenter's sich von der Irrthümlichkeit seiner Behauptung selbst überzeugt hat und da ferner aus einem Vergleiche meiner Mittheilungen mit denjenigen von W. B. Carpenter klar hervorgeht, dass dessen Ansicht ihren Grund darin hat, dass er den wirklichen Ringcanal übersah und anstatt seiner die unmittelbar darunter gelegenen zur Leibeshöhle gehörigen Maschenräume mit den radiären Wassergefässen communiciren liess, so ist jenen Einwürfen jegliche Basis entzogen. P. H. Carpenter (Nr. 2, p. 575, 576) indessen setzt die Polemik gegen das Vorhandensein eines echten Wassergefässsystems fort und versucht weitere Gründe dagegen anzuführen, von denen wir aber sogleich sehen werden, dass sie ebensowenig stichhaltig sind wie die vorhin erwähnten. Man habe bis jetzt keine Cilien in den Wassergefässen der Crinoideen nachweisen können, während dieselben bei allen übrigen Echinodermen vorkommen. Ich habe aber schon oben darauf hingewiesen, dass in dieser Hinsicht sich Uebergänge bei den Echinodermen finden. Ueberdies ist das Fehlen der Wimpern, wenn es sich wirklich in dem Wassergefässsystem der Crinoideen als ein constantes erweisen sollte [1]), allein noch kein genügender Grund, die morphologische Gleichwerthigkeit des genannten Organsystemes mit demjenigen der übrigen Echinodermen in Abrede zu stellen. An Beispielen, die dies erhärten, ist kein Mangel. Hauptsächlich aber beruft sich P. H. Carpenter auf die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen seines Vaters (Nr. 3, Nr. 5, p. 227) und E. Metschnikoff's (Nr. 24, p. 508, 509), aus welchen hervorgehe, dass das Wassergefässsystem der Crinoideen sich nicht nach der bei den übrigen Echinodermen bekannt gewordenen Weise entwickele. Ein glückliches Zusammentreffen hat es nun aber gefügt, dass während ich von der vergleichend-anatomischen Untersuchung des erwachsenen Thieres ausgehend die Homologie des Wassergefässsystemes der Crinoideen mit demjenigen der übrigen Echinodermen bestimmt aussprach, Götte (Nr. 7) durch eine genauere Untersuchung der Entwicklungsgeschichte zu dem gleichen Resultate gelangte. Er führte den Nachweis, dass die angedeuteten entwicklungsgeschichtlichen Angaben von W. B. Carpenter und Metschnikoff irrthümlich sind; dass vielmehr das Wassergefässsystem des Antedon rosaceus sich in wesentlich gleicher Weise bilde wie bei den anderen Echinodermen. So bleibt denn von allen Einwendungen gegen die Behauptung, dass die Crinoideen ein demjenigen der übrigen Echinodermen homologes Wassergefässsystem besitzen, auch nicht eine bestehen.

1) In einem Theile des Wassergefässsystems, nämlich den Steincanälen, hat übrigens Greeff, wie oben schon angeführt, Wimperung beobachtet.

Digitized by Google

Eine Bemerkung bezüglich der Anordnung der Muskelfasern in der Wandung des Wassergefässsystemes der Echinodermen möge hier noch Platz finden. Wir sahen, dass bei den Crinoideen in allen Theilen des Wassergefässsystemes, wo überhaupt Muskelfasern in der Wandung vorkommen (wir sehen hier ab von den das Lumen durchsetzenden Muskelfäden), es stets Längsfasern, niemals Ringfasern sind. Bei anderen Echinodermen kommen ganz dieselben Verhältnisse vor. So beschreibt SEMPER (Nr. 34) bei Holothurien in dem Ringcanal, den Tentakelcanälen, den radiären Wassergefässen, den Ampullen und den Füsschen überall Längsmuskelfasern, und stellt das gleichzeitige Vorhandensein von Ringmuskelfasern in entschiedene Abrede. Interessant ist dabei die weitere Beobachtung SEMPER's, dass bei einzelnen Holothurien, z. B. Stichopus variegatus sich an den bezeichneten Orten überall Ringmuskelfasern, aber keine Längsmuskelfasern finden. Es kommen also in den einzelnen Abschnitten des Wassergefässsystemes bald Längs-, bald Ringmuskelfasern vor, die sich aber gegenseitig ausschliessen. Dieser Satz passt auch für alle anderen Echinodermen, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht: Bei Asteriden in den Füsschen nur Längsmuskelfasern[1]) nach HOFFMANN (Nr. 17, p. 24); bei den Ophiuriden ebendort gleichfalls nur Längsmuskulatur nach TEUSCHER (Nr. 37, p. 269); bei den Echiniden in dem Wassergefässring und den radiären Wassergefässen nur Ringmuskelfasern, in den Füsschen aber nur Längsmuskelfasern nach HOFFMANN (Nr. 16, p. 77 sqq.); bei Spatangiden in den Füsschen nur Längsmuskulatur nach HOFFMANN (Nr. 16, p. 89). Eine Schwierigkeit erwächst durch das sich gegenseitig ausschliessende Vorkommen der Längs- und Ringmuskulatur für die Erklärung der Bewegungserscheinungen der einzelnen Abschnitte des Wassergefässsystemes, insbesondere der Füsschen, nicht, wie leicht einzusehen ist.

Es ist in dem speciellen Theile öfters die Rede gewesen von dem Längsmuskelbande in der oberen Wand der radiären Wassergefässe, welches PERRIER als bandelette musculaire beschrieben hat. Ganz dasselbe Gebilde kommt nun auch bei den Holothurien vor; auch in ihren radiären Wassergefässen sind die Muskelfasern beschränkt auf ein in der oberen (äusseren) Wand liegendes Längsmuskelband. Man vergleiche

1) GREEFF (Nr. 10, p. 98) beschreibt allerdings in den Füsschen der Asterien Längs- und Ringmuskulatur und darauf nach innen folgend eine elastische Längsfaserlage. Letztere ist nun aber nach meinen Untersuchungen identisch mit der von HOFFMANN (Nr. 17, p. 24) richtig erkannten Längsmuskellage; GREEFF's Muskelschichten aber sind die von HOFFMANN beschriebenen Bindegewebsschichten, von denen die äussere longitudinal, die innere transversal gefasert ist.

Digitized by Google

nur mit der Darstellung, die ich von dem Längsmuskelband in den Radiärgefässen der Crinoideen gegeben habe, mit der folgenden Beschreibung SEMPER's von der Muskulatur in den Radiärgefässen der Holothurien. »Ihre (der Radiärgefässe) nach Innen gegen die Muskelschicht des Leibes anstossende Fläche trägt nur ein einfaches Epithel und keine Muskelfasern, ihre an die Cutis grenzende Fläche zeigt zwischen Epithel und Bindegewebe eine einfache Lage muskulöser Längsfasern«. (Nr. 34, p. 125.)

## Das Blutgefässsystem.

Das Blutgefässsystem besitzt einen oralen Ringcanal und fünf davon ausgehende radiäre Gefässe, welche Aeste zu den Tentakelgruppen entsenden. Wegen ihrer Lage unmittelbar unter den Nerven werden sie auch Nervengefässe (und Nervengefässring) genannt. Mit dem oralen Blutgefässringe steht, vermittelt durch Aussackungen desselben, höchst wahrscheinlich ein das Anfangsstück des Darmes umgebender Gefässplexus in Zusammenhang, in welchen sich das dorsale Organ auflöst. Letzteres ist wohl als das Centralorgan des ganzen Blutgefässsystems aufzufassen. Mit ihm steht ein den Darm umspinnendes interviscerales Gefässnetz in Verbindung, sowie Gefässe, welche in der circumvisceralen Leibeshöhle, insbesondere unter den Ventralcanälen der Scheibe gelagert sind und von denen je eines in die beiden zu einem Radius gehörigen Arme und deren Pinnulae eintritt, um hier in Gestalt eines Blutraumes die Genitalröhre zu umschliessen. Das dorsale Organ tritt in Form eines Gefässbündels in das Centrodorsale ein. Hier erweitern sich fünf peripherisch und radiär gelegene Gefässe desselben und bilden so das gekammerte Organ, dessen faserige Umhüllungsmasse Stränge abgiebt, welche nach einem complicirten Verlauf in den Kelchgliedern sich in die Kalkstücke der Arme und Pinnulae begeben und diese ihrer ganzen Länge nach durchziehen. Die Faserstränge sind zu betrachten als unverkalkt gebliebene Theile der bindegewebigen Grundlage der Kalkglieder, deren Aufgabe es ist, aus dem Blutgefässsystem, genauer aus den fünf Kammern, die ernährende Flüssigkeit aufzunehmen und den Arm- und Pinnulagliedern zuzuführen. Bestimmte Bahnen für die Leitung der ernährenden Flüssigkeit in oder neben den Fasersträngen liessen sich nicht nachweisen; sonach ist man zu der Annahme gezwungen, dass die Aufnahme und Weiterleitung der Blutflüssigkeit durch eine von den Blutkammern ausgehende Durchtränkung der ganzen Fasermasse stattfindet. Die nicht zu Kammern erweiterten Gefässe des dorsalen Organs werden zu Cirrhengefässen, die gleichfalls von der

Digitized by Google

Fasermasse umhüllt werden. Da die Kammern nach dieser Auffassung Blutreservoire für die Ernährung der radiären Kalkglieder darstellen, so lässt sich der Vermuthung Raum geben, dass ihre Erweiterung deshalb stattgefunden hat, weil für den angegebenen Zweck eine grössere Blutmenge erforderlich war. Von Interesse scheint es mir bezüglich dieser Frage zu sein, entwicklungsgeschichtlich festzustellen, ob nicht anfänglich die radiären Faserstränge (ganz so wie die Faserstränge in den Cirrhen der erwachsenen Thiere) offene Blutbahnen umschliessen, die dann später obliteriren und ob ferner die Kammerbildung der peripherischen Gefässe des dorsalen Organs eine ursprünglich angelegte ist oder erst allmälig im Verlauf der Entwicklung sich einstellt.

In vergleichend-anatomischer Beziehung dürfte es zweifellos sein, dass der orale Blutgefässring und die radialen Nervengefässe den gleichnamigen Theilen der Asteriden homolog sind. Es fragt sich aber weiterhin, ob auch die übrigen beschriebenen Theile des Blutgefässsystems der Crinoideen sich bei anderen Echinodermen wiederfinden. Bezüglich der Aussackungen, welche vom oralen Blutgefässringe herabhängen, und des Gefässgeflechtes, welches den Munddarm umgiebt und mit welchem sich jene wahrscheinlich verbinden, ist es möglich, dass sie dem Gefässgeflechte, welches bei den Holothurien als »Schlundkrause« von SEMPER (Nr. 34, p. 118) beschrieben worden ist, sowie vielleicht den TIEDEMANN'schen Körperchen der Asterien [1]) zu vergleichen sind. Da aber die Untersuchungen der hier in Betracht gezogenen Theile des Blutgefässsystems der Crinoideen noch nicht zu der wünschenswerthen Bestimmtheit der Resultate gekommen sind, so fehlt es einstweilen auch noch an fester Basis für eine sichere Vergleichung. Auch mit Rücksicht auf das Homologon des dorsalen Organes der Crinoideen bei den anderen Echinodermen möchte ich meine Ansicht einstweilen nur vermuthungsweise äussern. Ich sehe dasselbe in dem mit dem Steincanal in eine gemeinschaftliche Hülle eingeschlossenen, meist Herz genannten Organ der Asterien. Die Berechtigung dieser Anschauung hoffe ich an einem anderen Orte ausführlich darthun zu können.

Was nun aber das gekammerte Organ, die darumgelegene Fasermasse und die davon ausstrahlenden Faserstränge der Kalkglieder anbelangt, so sind bis jetzt ihnen vergleichbare Gebilde bei anderen Echinodermen nicht bekannt geworden. Ob nicht aber doch noch sich Theile finden werden, die einen Vergleich mit ihnen zulassen, möge dahinge-

1) Von den TIEDEMANN'schen Körperchen der Asterien würden sich die Aussackungen des Blutgefässringes der Crinoideen dann doch noch dadurch unterscheiden, dass keine Ausweitungen des Wassergefässringes in sie eintreten, wie das bei den Asterien der Fall ist (cf. SEMPER Nr. 34, p. 118).

Digitized by Google

stellt sein. Denkbar ist, dass es nur bei den Crinoideen zugleich mit der bei ihnen stattfindenden starken Verkalkung der antiambulacralen Seite des Körpers, sowie der Stiel- und Rankenbildung zur Entstehung eines besonderen peripherischen Abschnittes des Blutgefässsystems kam. Ich wiederhole hier, dass ich in dem gekammerten Organ nur einen peripherischen Theil des Blutgefässsystems sehe, nicht aber das Centralorgan desselben.

Die Blutgefässnetze, welche den Darm umspinnen, finden sich bekanntlich auch bei anderen Echinodermen. Ich brauche nur an die Abbildungen und Beschreibungen zu erinnern, welche z. B. HOFFMANN (Nr. 16) von Echinen und Spatangen und SEMPER (Nr. 34) von Holothurien gegeben haben.

## Die Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane sind bei den Crinoideen, wie bei anderen Echinodermen in der Fünfzahl vorhanden. Bei Antedon gleicht jedes Generationsorgan einem Bäumchen, welches mit seiner Wurzel in der Scheibe liegt, sich aber bald in zwei Hauptstämme spaltet, deren jeder einen Arm durchzieht und hier rechts und links alternirend Zweige in die Pinnulae abgiebt. Bei jenen Arten und Gattungen, bei welchen die Arme häufiger oder auch gar nicht getheilt sind, wird selbstverständlich die Verzweigung der Generationsorgane dementsprechend abgeändert sein. Es braucht auch nicht in jede Pinnula ein Zweig einzutreten; so finden wir bei Antedon die oralen Pinnulae nicht mit einem solchen ausgestattet. Da die Arme nur radiär gerichtete Ausweitungen des Körpers sind, könnte es auch nicht Wunder nehmen, wenn es sich herausstellte, dass bei der einen oder anderen Crinoideenform die Generationsorgane gar nicht in die Arme übertreten, sondern auf die Scheibe beschränkt bleiben. Bei den Cystideen ist man bekanntlich geneigt, ein solches Verhältniss als das normale anzusehen.

Besonders beachtenswerth ist nun bei den in die Arme und Pinnulae sich erstreckenden Generationsorganen der Crinoideen, dass ihre Stämme steril sind und nur die in die Pinnulae eintretenden Endzweige reife Geschlechtsproducte zu entwickeln vermögen; ein Verhältniss, welches, so lange es nicht richtig erkannt war, zu der irrigen Anschauung führen konnte, die Crinoideen hätten, im Gegensatz zu allen anderen Echinodermen, ungemein zahlreiche, isolirt von einander in den Pinnulae gelegene Eierstöcke oder Hoden. Auch in der Lage der Geschlechtsöffnungen war man geneigt, eine Differenz zwischen Crinoideen und den übrigen Echinodermen zu statuiren, da bei jenen die Geschlechtsöffnungen sich an

Digitized by Google

den Pinnulae, bei diesen aber (es kommen hier natürlich nur die Asteriden und Ophiuriden in Betracht) stets an der Scheibe finden. Durch G. O. Sars (Nr. 32, p. 35) haben wir aber erfahren, dass auch bei Brisinga, jener merkwürdigen Asteridenform des Nordmeeres, die Genitalöffnungen an den Armen gelegen sind.

Dass die Entstehung der Geschlechtsproducte, sowie deren Bau in wesentlicher Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der übrigen Echinodermen steht, habe ich in der Anatomie der Arme ausführlich gezeigt. Von Interesse ist ferner die Lagebeziehung der Generationsorgane zu der Leibeshöhle und den Blutgefässen. Die Erstere sendet in die Arme und Pinnulae eine als Genitalcanal bezeichnete Fortsetzung, welche zur Aufnahme des Geschlechtsorgans und seiner Verzweigungen dient. Da aber der Genitalcanal keineswegs in seinem ganzen Verlaufe allseitig geschlossen ist, sondern mit den übrigen Fortsetzungen der Leibeshöhle in den Arm, dem Dorsal- und Ventralcanal, anastomosirt, so können wir überhaupt sagen, dass die Generationsorgane der Crinoideen zu ihrem grössten Theile in der Leibeshöhle der Arme liegen. Dasselbe Verhältniss findet sich bekanntlich bei den Asteriden.

Dass endlich auch der Blutraum in der Wandung der Generationsorgane bei anderen Echinodermen vorkommt, habe ich im speciellen Theile dieser Abhandlung nachgewiesen. Nach dem dort Mitgetheilten lassen sich vielleicht die Generationsorgane der Echinodermen überhaupt auch als Blutgefässe betrachten, welche in ihrem Inneren die eigentliche Genitalröhre tragen, aus deren innerem Zellenbelag sich die Eier oder Samenfäden entwickeln. Hierauf bezügliche genauere vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen sind allerdings noch sehr von Nöthen.

## Die Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle der Crinoideen setzt sich gleich derjenigen der Asteriden in die Arme fort. Sie wird von bindegewebigen Strängen durchzogen, durch deren massenhafte Entwicklung sie zum Theil in ein System allseitig miteinander communicirender Maschenräume verwandelt werden kann, wie wir dies insbesondere an ihrem intervisceralen Abschnitte bei Antedon erkannten. Selbst zu einer nur an bestimmten Stellen durchbrochenen Membran (Eingeweidesack) können sich die Bindegewebszüge in der Leibeshöhle gestalten. Durch die bindegewebigen, ihr Lumen durchziehenden Gebilde wird die Leibeshöhle der Scheibe sowohl als der Arme in mehrere, aber niemals

Digitized by Google

vollständig von einander geschiedene, sondern stets mit einander in Verbindung bleibende Hauptabschnitte zerlegt. Als solche unterschieden wir in der Scheibe die axiale, die intervisceralе und die circumviscerale Leibeshöhle, in den Armen und Pinnulae den Ventralcanal, den Dorsalcanal und den Genitalcanal. Diese Hauptabschnitte der Leibeshöhle in Scheibe und Armen stehen miteinander paarweise in engerer Beziehung, indem sich die axiale Leibeshöhle fortsetzt in die Ventralcanäle der Arme und Pinnulae, die intervisceralе in die Dorsalcanäle und die circumviscerale in die Genitalcanäle.

Bezüglich der Bindegewebszüge, welche die Leibeshöhle durchsetzen, stehen die Crinoideen keineswegs isolirt da, denn auch bei den übrigen Echinodermen ist bekanntlich das Auftreten derartiger Gebilde, die als Mesenterialfäden und -bänder (Asteriden, Ophiuriden, Echinoideen), sowie auch einfach als Mesenterien (Holothurien) beschrieben werden, ein weit verbreitetes. Auch dafür, dass durch stärkere Ausbildung solcher Bindegewebszüge sich einzelne Abschnitte der Leibeshöhle schärfer sondern, finden sich bei anderen Echinodermen Beispiele; ich erinnere nur an den Schlundsinus, Nebenschlundsinus und Geschlechtssinus, wie sie Semper (Nr. 34) von den Holothurien ausführlich beschreibt. Die bei Antedon beobachteten Verkalkungen in den Bindegewebszügen der Leibeshöhle kommen bei anderen Echinodermen in weit stärkerem Grade vor, so insbesondere bei den Clypeastriden, woselbst wir sie in Gestalt kalkiger Pfeiler und ähnlicher Bildungen in der Leibeshöhle finden[1].

Dass endlich auch die Wimperorgane in der Leibeshöhle (im Dorsalcanal der Pinnulae) der Crinoideen bei anderen Echinodermen und zwar, soweit bis jetzt bekannt, nur bei den Synaptiden vorkommen, wurde in der Anatomie der Arme bereits erörtert.

Wir sehen also, vergleichend-anatomisch betrachtet, in der Leibeshöhle der Crinoideen mit Recht eine Bildung, welche in der gleichnamigen der übrigen Echinodermen ihr Homologon hat. Aber auch entwicklungsgeschichtlich gelangt man zu demselben Resultate, denn Götte (Nr. 7) hat jüngst gezeigt, dass die Leibeshöhle des Antedon rosaceus durch Ausstülpung aus der Darmanlage entsteht, also in derselben Weise, wie es von den übrigen Echinodermen bekannt ist.

## Schlussbemerkung.

Wie aus dem Titel erhellt, habe ich keine anatomische Monographie der Crinoideen liefern wollen. Möge man mir also auch die Lücken,

1) Ausführliches darüber hat insbesondere Joh. Müller (Nr. 27) mitgetheilt.

Digitized by Google

welche meine Mittheilungen hier und dort lassen, nicht zum Vorwurfe machen. Es soll die hier vorliegende Studie die erste einer grösseren Reihe von Untersuchungen sein, welche insgesammt das Endziel verfolgen, die Verwandtschaftsverhältnisse der Echinodermen untereinander, sowie zu anderen Thierformen mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte möglichst aufzuklären. Mit Absicht habe ich es zu vermeiden gesucht, in dieser ersten, nach jenem Ziele gerichteten Abhandlung, mich in weitgehende Hypothesen ausführlich einzulassen. Die Gelegenheit bot sich freilich an manchen Stellen und der Leser wird bemerkt haben, dass ich es nicht immer unterlassen konnte, meinen an die Beobachtungen und Vergleichungen anknüpfenden Gedankengang unangedeutet zu lassen. Eine eingehende Darlegung desselben, der Vermuthungen und Wahrscheinlichkeiten, wird aber erst am Ende der beabsichtigten Studienreihe am Platze sein.

Das wesentlichste Resultat der in dieser Abhandlung veröffentlichten Untersuchungen ist die Erkenntniss, dass die Crinoideen wahre Echinodermen sind und dass folglich die von W. B. Carpenter (Nr. 4, p. 8) und von Semper (Nr. 34) vertretene Auffassung, es seien die Crinoideen höher entwickelte Cölenteraten, die in Gegensatz zu allen übrigen Echinodermen gestellt werden müssten, unhaltbar ist. Der Beweismomente für die enge Zusammengehörigkeit der Crinoideen mit den Asteroideen, Echinoideen und Holothurioideen haben sich aus der Anatomie und Entwicklungsgeschichte so viele ergeben, dass fast auf jeder Seite dieser Abhandlung ein solches zu finden ist und es überflüssig erscheinen würde, wollte ich dieselben hier nochmals anführen.

Schliesslich möchte ich noch den Wunsch aussprechen, dass die vorliegende Studie auch Anderen die Frucht tragen möge, die sie mir getragen: anregen zu neuen Fragestellungen, neuen Untersuchungen.

Digitized by Google

# Literaturverzeichniss.


Nr. 1. E. Beyrich. Ueber die Crinoideen des Muschelkalks. Abhandlungen d. k. Academie zu Berlin 1857.

Nr. 2. P. Herbert Carpenter. Remarks on the Anatomy of the Arms of the Crinoids. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X. April 1876. p. 571—585.

Nr. 2a. P. Herbert Carpenter. Remarks on the Anatomy of the Arms of the Crinoids. Part. II. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XI. Septemb. 1876. p. 87—95.

Nr. 3. W. B. Carpenter. Researches on the Structure, Physiology and Development of Antedon rosaceus. Part. I. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 156. p. 671—756. pl. XXXI—XLIII.

Nr. 4. W. B. Carpenter. Addendum zur Uebersetzung von Semper's »Bemerkungen etc.« in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Sept. 1875.

Nr. 5. W. B. Carpenter. On the Structure, Physiology and Development of Antedon rosaceus. Proceed. Roy. Soc. Nr. 166. 1876. p. 211—231. pl. 8—9.

Nr. 6. W. B. Carpenter. Supplemental-Note zu dem Aufsatz: »On the Structure etc.« Proceed. Roy. Soc. Nr. 169. 1876.

Nr. 6a. Dujardin. Recherches sur la Comatule de la Mediterranée. L'Institut, journal générale des sociétés et travaux scientifiques. I. Sect. Tome. III. Paris 1835. Nr. 119. p. 268.

Nr. 7. Al. Götte. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876. p. 583—648. Taf. XXV—XXVIII.

Nr. 8. V. Graber. Beitrag zur Histologie der Stachelhäuter. Mit 2 Taf. Graz 1872. (Sep.-Abdr. aus dem Jahresber. d. k. k. Staatsgymnasiums zu Graz vom Jahre 1872.)

Nr. 9. R. Greeff. Ueber den Bau der Echinodermen. 1. Mittheilung. Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Befördrg. d. gesammt. Naturw. zu Marburg. Nr. 8. 1871.

Nr. 10. R. Greeff. Ueber den Bau der Echinodermen. 2. Mittheilung. Ebenda. Nr. 6. 1872. p. 93.

Nr. 11. R. Greeff. Ueber den Bau der Echinodermen. 3. Mitthlg. Ebenda. Nr. 11. 1872. p. 158.

Nr. 12. R. Greeff. Ueber den Bau der Crinoiden. Ebenda. Nr. 1. 1876. p. 16—29.

Nr. 13. R. Greeff. Ueber das Herz der Crinoideen. Ebenda. Nr. 5. 1876. p. 88—95.

Nr. 14. Oskar Grimm. Zum feineren Bau der Crinoiden. Bulletin de l'Acad. Imp. des sciences de St. Pétersbourg. T. 17. 1872. p. 3—9 mit 1 Taf.

Nr. 15. C. F. Heusinger. Anatomische Untersuchung der Comatula mediterranea. Zeitschrift f. organ. Physik. Bd. 3. Hft. 3. 1828. p. 367—374. Taf. X—XI.

Nr. 16. C. K. Hoffmann. Zur Anatomie der Echinen und Spatangen. Niederländ. Arch. f. Zoologie. I. 1871. Mit Taf. III—X.

Nr. 17. C. K. Hoffmann. Zur Anatomie der Asteriden. Niederländ. Arch. f. Zoologie. II. 1872 Mit Taf. I—II.

Nr. 18. W. Lange. Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Asterien und Ophiuren. Morpholog. Jahrbuch II. 1876. p. 241—286. Taf. XV—XVII.

Nr. 18a. F. S. Leuckart. Einiges über das Asteroidengeschlecht Comatula Lam. Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. 3. Hft. 4. 1829. p. 375—391.


Digitized by Google

Nr. 19. Fr. Leydig. Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1854. p. 296—348. Taf. XII—XIII.

Nr. 20. Fr. Leydig. Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.

Nr. 20a. Fr. Leydig. Anatomische Notizen über Synapta digitata. Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1852. p. 507—520. Taf. XIII.

Nr. 21. Hubert Ludwig. Zur Anatomie der Crinoideen. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876. p. 361—362.

Nr. 22. Hubert Ludwig. Beiträge zur Anatomie der Crinoideen. Nachrichten von d. kgl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. Nr. 5. 1876. p. 105—114.

Nr. 23. Hubert Ludwig. Beiträge zur Anatomie der Crinoideen. II. Artikel. Nachrichten von d. kgl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. Nr. 13. 1876.

Nr. 24. E. Metschnikoff. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. Bull. de l'Acad. Imp. des scienc. de St. Pétersbourg. T. 15. 1871. p. 502—509.

Nr. 25. K. Möbius u. O. Bütschli. Jahresbericht der Commission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel. IV. Echinodermata. Berlin 1874.

Nr. 26. Joh. Müller. Ueber den Bau des Pentacrinus caput Medusae. Abhandl. d. kgl. Acad. der Wiss. Berlin 1841. 1. Theil p. 177—248. Taf. 1—6.

Nr. 27. Joh. Müller. Ueber den Bau der Echinodermen. Mit 9 Taf. Berlin 1854. Abhandl. d. kgl. Acad. d. Wiss. zu Berlin. 1853. Sep.-Abdr.

Nr. 28. Joh. Müller. Ueber Synapta digitata. Berlin 1852.

Nr. 29. Joh. Müller. Ueber die Erzeugung v. Schnecken in Holothurien. Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1852. p. 1—36.

Nr. 30. Edmond Perrier. Recherches sur l'anatomie et la régénération des bras de la Comatula rosacea (Antedon rosaceus Link). Archives de zoologie expérimentale et générale publ. par H. de Lacaze-Duthiers. T. II. 1873. Paris. p. 29—86. pl. II—IV.

Nr. 31. M. Sars. Mémoires pour servir à la connaissance des Crinoides vivants. Programme de l'université royale de Norvège. Christiania 1868. av. 6 pl.

Nr. 32. G. O. Sars. Researches on the Structure and Affinity of the Genus Brisinga, based on the study of a new species: Brisinga coronata, with 7 Plat. Univers. Progr. Christiania 1875.

Nr. 33. E. Selenka. Zur Entwicklung der Holothurien (Holothuria tubulosa und Cucumaria doliolum). Ein Beitrag zur Keimblättertheorie. Diese Zeitschrift Bd. XXVII. 1876. p. 155—178. Taf. IX—XIII.

Nr. 34. C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. II. 1. Holothurien. Leipzig 1868.

Nr. 35. C. Semper. Kurze anatomische Bemerkungen über Comatula. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. I. 1874. p. 259—263.

Nr. 36. C. Semper. Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II. 1874.

Nr. 37. Reinhold Teuscher. Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. I. Comatula mediterranea. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876. p. 243—262. Taf. VII. II. Ophiuridae. Ebendort p. 263—280. Taf. VIII.

Nr. 38. W. Thomson. On the Embryogeny of Antedon rosaceus. Philos. Transact. Vol. 155. 1865. p. 513—544. pl. XXIII—XXVII.

Digitized by Google

## Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet:

*B*, Blutgefässring,
*Bi*. Bindegewebszüge,
*Br*, radiäres Blutgefäss (= Nervengefäss),
*CD*, Centrodorsalstück,
*CD*, Dorsalcanal,
*CG*, Genitalcanal,
*CV*, Ventralcanal,
*DO*, dorsales Organ,
*E*, Epithel der Tentakelrinne,
*Es*, Eingeweidesack,
*F*, centrale Fasermasse,
*F'*, radiäre Fasermasse,
*L*, interviscerale Leibeshöhle,
*L'*, circumviscerale Leibeshöhle,
*L''*, axiale Leibeshöhle,
*N*, Nervenring,
*Nr*, radiärer Nerv,
*P*, Kelchpore,
*R I* — *R III*, erstes bis drittes Radiale,
*T*, Tentakel,
*W*, Wassergefässring,
*Wr*, radiäres Wassergefäss.

Die Erklärung der übrigen Buchstaben findet sich bei den einzelnen Figuren.

### Tafel XII.

Fig. 1 u. 2. Copien von Joh. Müller's Abbildungen (Nr. 26. Taf. IV, Fig. 11 u. 12). Fig. 1, Armglied von Antedon rosaceus, Fig. 2 von Pentacrinus caput Medusae.

*aaa*, Gelenkfläche, *b*, Riff derselben, *cc*, Muskelfacetten, *d*, Rinne des Gliedes, *e*. unterer Canal der Rinne, *f*, Tentakelcanal, *g*, Knochenplättchen der Tentakelrinne, *h*. Tentakeln, *i*, Nerv, *o*, Centralcanal.

Fig. 3. Medianer Verticalschnitt durch die Tentakelrinne des Armes von Antedon Eschrichtii; 100/1; vergl. Fig. 8. Pfeil I.

*G*, Genitalröhre, *q*, äussere Wand des die Genitalröhre umgebenden Blutraumes, *b*, die Septalfäden im Ventralcanal, *m*, das Längsmuskelband in der ventralen Wand des Wassergefässes, *c*, Gerinnsel im Nervengefäss.

Fig. 4. Lateraler Verticalschnitt ebendaher; 100/1; vergl. Fig. 8, Pfeil II.

*Wr'*, Ramus tentacularis des Wassergefässes, *m*, Längsmuskelfasern, quer getroffen, in der ventralen Wand des vorigen, *m'*, ebensolche in der dorsalen Wand, *m''*, quere Muskelfäden, die das Lumen seitlich durchziehen, *a*, obere Wand des Ventralcanals mit ihrem Zellenbelag.

Fig. 5. Querschnitt durch den Arm von Ant. Eschr.; Uebersicht; mässig vergrössert. (Durch ein Versehen sind in dieser Fig., sowie in Fig. 10 u. 11 der näch-

Digitized by Google

sten Tafel die Seitenäste des Wassergefässes rechts und links von der Mittellinie eingezeichnet. Ihrer alternirenden Stellung entsprechend muss auf den Querschnittsbildern selbstverständlich entweder der linke oder der rechte Ast fehlen, wie in Fig. 8 richtig angegeben ist.)

*m''*, die queren Muskelfäden im Wassergefäss, *a*, kuglige Körper nach aussen von der Tentakelbasis, *b*, Septalstränge des Ventralcanals, *M*, Muskel zwischen zwei Armgliedern, *K*, das Kalkglied.

Fig. 6. Eine einzelne Muskelfaser aus einem Armmuskel von Ant. ros., 500/1; im oberen Abschnitt von der Kante, im unteren von der Fläche gesehen.

Fig. 7. Muskelfäden aus dem radiären Wassergefäss von Ant. Eschr., 500/1.

*a*, ein Muskelfaden im Querschnitt, *b*, ein ebensolcher mit anliegender Epithelzelle des Wassergefässes; in beiden Figuren erkennt man nebeneinander die Querschnitte der den Faden zusammensetzenden Muskelfasern; *c*, Ansatzstelle eines Muskelfadens an die Wandung des Wassergefässes; der Epithelbelag der letzteren zieht sich an ihm hinauf; *d*, *e*, *f*, Muskelfäden von der Fläche, die Muskelfasern von *d* u. *e* sind unten auseinandergezerrt, *g*, ein Muskelfaden mit anliegender Zelle (Epithelzelle des Wassergefässes) von der Kante.

Fig. 8. Querschnitt durch die ventralen Theile eines Arms von Ant. Eschr., 100/1.

*E'*, Epithel des Tentakels, *Nr'*, Seitenzweig des radiären Nerven zum Tentakel, *c*, Gerinnsel in dem Nervengefäss, *Wr''*, Seitenast des Wassergefässes im Tentakel, *m*, querdurchschnittenes Längsmuskelband in der ventralen Wand des Wassergefässes, *m''*, die das Lumen des Wassergefässes durchziehenden Muskelfäden, *b*, Septalstränge im Ventralcanal, *p*, Wandung des Genitalcanals, *q*, Aussenwand des Blutraumes, welcher *G*, die Genitalröhre umgiebt, *a*, kuglige Körper. Pfeil I u. II cf. Fig. 3 u. 4.

Fig. 9. Querschnitt durch Nerv und Nervengefäss im Arm von Ant. Eschr., 500/1.

*b*, einzelne Zellkerne (Zellen?) zwischen den Nervenfasern, *z*, sehr feine Bindegewebslamelle zwischen Nerv und Epithel, *z'*, den Nerven dorsoventral durchsetzende feine Bindegewebsstränge, *z''*, Bindegewebslage zwischen Nerv und Wassergefäss (in der Mitte des Schnittes zwischen Nerv und Nervengefäss), *a*, platter Zellenbelag des Nervengefässes, *c*, ein dasselbe durchziehender mit Zellen besetzter Strang.

## Tafel XIII.

Fig. 10. Querschnitt durch die Pinnula eines geschlechtsreifen weiblichen Ant. Eschr., 100/1.

*m''*, die queren Muskelfäden des Wassergefässes, *a*, kuglige Körper, *b*, Septalstrang im Ventralcanal, *G*, Genitalröhre, *q*, Aussenwand des die vorige umgebenden Blutraumes; der hier durch die Ausdehnung jener bis zur Unkenntlichkeit verengt ist, *d*, die den Dorsalcanal vom Genitalcanal trennende Membran, *c*, Wimperbecher im Boden des Dorsalcanals, *K*, das Kalkglied.

Fig. 11. Querschnitt durch eine Pinnula desselben Thieres nahe der Spitze, 100/1.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Pinnula desselben Thieres an der Spitze, 100/1.

Fig. 13. Querschnitt durch den Genitalcanal im Arm von Ant. Eschr., 500/1.

*G*, Genitalröhre, *Bl*, Blutraum, *q*, dessen äussere Wandung, *a*, Wand des Genitalcanals, *c*, spindelförmige und verästelte Zellen, die sich quer durch den Blutraum spannen, *b*, Aufhängefäden des Genitalstranges in dem Genitalcanal.

Digitized by Google

Fig. 14. Halbprofilansicht des Genitalstranges im Genitalcanal; Arm von Ant. Eschr., 500/1.

Bezeichnung wie in Fig. 13.

Fig. 15. Uebergangsstelle eines Zweiges des Genitalstranges in ein geschlechtsreifes Ovarium in der Basis einer Pinnula von Ant. Eschr.; verticaler Längsschnitt durch die Pinnula, 100/1.

Bezeichnung wie in Fig. 13, ferner *d*, ventrale Begrenzungslinie der Kalkglieder, *n*, ein Eifollikel, *m*, Keimbläschen von einem Netz feinkörniger Substanz durchzogen.

Fig. 16. Aus dem Blutraum des Genitalstranges von Ant. Eschr., 500/1.

*a*, spindelförmige, *b*, verästelte Zelle, *c*, körnige, kuglige Masse.

Fig. 17. Eine Gruppe von Wimperbechern auf dem (dorsalen) Boden des Dorsalcanals, von der Fläche gesehen; Pinnula von Ant. ros.

*a*, die Oeffnungen der Wimperbecher, *b*, ihr gewulsteter Oeffnungsrand, *c*, der Boden des Dorsalcanals.

Fig. 18. Zwei Wimperbecher aus einer Pinnula von Ant. Eschr. im Längsschnitt, 500/1.

*a*, die Wimperzellen der Seitenwände, *b*, die blasigen, wimperlosen Zellen des Bodens. Bei *d* geht das hohe Epithel des Randwulstes allmälig über in das niedrigere Epithel des Dorsalcanals. Bei *c* berühren sich zwei Wimperbecher so nahe, dass hier der Randwulst ihrer Oeffnungen ein gemeinschaftlicher ist.

## Tafel XIV.

Fig. 19—24. Ausgewählte Horizontalschnitte aus einer Schnittserie durch den Kelch von Ant. ros. Die Ventralseite der Schnitte ist dem Beschauer zugekehrt, 50/1.

*R*, die Rosette (umgewandelte Basalia), *a*, *a'*, zwei der fünf von der centralen Fasermasse ausstrahlenden interradiären Faserstämme, *b*, *c*, die Gabeläste von *a*, *b'*, *c'*, die Gabeläste von *a'*, *co*, die interradiären Commissuren, *co'*, die intraradiären Commissuren, *K*, die Kammern des gekammerten Organs, *St*, die durch den (dorsalen) Boden der Kammern durchschimmernde Sternfigur der Cirrhengefässursprünge, *G*, Gefässe zu den Cirrhen, *A*, der Achsenstrang, um welchen sich die Kammern anordnen, *D*, die Faserdecke (= ein Theil der centralen Fasermasse) des gekammerten Organs, *L'*, die radiären, *L''*, die interradiären, blindgeschlossenen Fortsetzungen der Leibeshöhle. Die parallelen Striche zwischen den ersten Radialien bedeuten die Nahtverbindungen derselben.

## Taf. XV.

Fig. 25 u. 26. Zwei Verticalschnitte durch den Centraltheil des Kelches von Ant. ros., 50/1. Fig. 25 ist ein axialer, Fig. 26 ein lateraler Verticalschnitt.

*Ro*, die Rosette, *K*, die Kammern, deren ventrale Fortsetzungen sich mit *A*, dem Achsenstrange, zu dem dorsalen Organ vereinigen, *Ci'*, die Cirrhengefässe, *L*, Maschenräume der Leibeshöhle, *Lr*, die radiären, blindgeschlossenen Fortsetzungen der Leibeshöhle.

Fig. 27. Lateraler Verticalschnitt durch das gekammerte Organ von Ant. ros., 180/1. Drei Kammern sind durch den Schnitt geöffnet.

*K*, die Kammern, *K'*, ventrale Fortsetzung der Kammer nach dem dorsalen Organ, *B*, Fortsetzung der Kammer in ein Cirrhengefäss, *Ci'*, Cirrhengefässe,

Digitized by Google

*A*, Querschnitt durch einen Strahl der Sternfigur der Cirrhengefässursprünge, cf. Taf. XIV, Fig. 19.

Fig. 28. Dorsaler Boden einer Kammer; Ant. ros., 180/1.

*a*, Oeffnungen im Boden der Kammer, *b*, undurchbohrte Seitentheile des Bodens.

Fig. 29. Aussenwand einer Kammer; Ant. ros., 180/1.

*A*, Verdickung in der Aussenwand in Gestalt einer nach innen vorspringenden Leiste, *B*, wie in Fig. 27.

Fig. 30. Inneres Epithel der Kammern von der Kante und von der Fläche; Ant. ros., 500/1.

Fig. 31. Längsschnitt durch ein noch im Centrodorsale befindliches Cirrhengefäss von Ant. ros., 180/1.

Fig. 32. Querschnitt durch ein ebensolches.

Fig. 33. Längsschnitt durch das Cirrhengefäss in einem Cirrhus von Ant. Eschr., 180/1.

Fig. 34. Querschnitt durch ein ebensolches.

Fig. 35. Verhalten des radialen Faserstrangpaares im dritten, axillaren Radiale von Ant. ros., 60/1.

*a*, das Chiasma, *b*, die einfache Commissur.

Fig. 36, 37 u. 38. Schemata des Verlaufs der Faserstränge in den Kalkgliedern des Kelches.

Fig. 36. Encrinus liliiformis (Copie nach BEYRICH [Nr. 1. Taf. I, Fig. 12]).

Fig. 37. Jugendstadium von Antedon rosaceus nach W. B. CARPENTER.

Fig. 38. Erwachsener Antedon rosaceus. Zur weiteren Erklärung dieser Schemata ist der Text zu vergleichen.

## Tafel XVI.

Fig. 39. Querschnitt durch das Peristom von Ant. ros., 180/1. Der Schnitt ist durch einen Interradius geführt.

*Lp*, die Kreislippe der Mundöffnung, *E*, das Epithel des Mundtentakels, des Mundeinganges und weiterhin des Darmes, *B'*, am Blutgefässringe hängende Aussackungen, *St*, Steincanäle, *M*, Muskelzüge in der den Munddarm umgebenden Leibeshöhle, *a*, die kugligen Körper, *b*, Kalkkörper.

Fig. 40. Ende eines mit einem Befestigungszipfel versehenen Steincanals von Ant. ros., 500/1.

*e*, äussere, *i*, innere Wandung des Steincanals, *o*, seine Oeffnung in die Leibeshöhle, *z*, der Befestigungszipfel.

Fig. 41. Querschnitt durch einen Steincanal von Ant. Eschr., 500/1.

*e*, *i*, wie in Fig. 40.

Fig. 42. Zwei Kelchporen, deren Canäle sich vor ihrer Einmündung in die Leibeshöhle mit einander vereinigen; Ant. ros., 110/1.

Fig. 43. Schnitt durch ein Stück des Wassergefässringes von Ant. ros., 180/1.

*a*, die Wand des Wassergefässringes, *M*, dasselbe quer durchsetzende Muskelfäden, *M'*, die Längsmuskulatur der Wandung, sichtbar in einem Stückchen der Wand, welches man von der Fläche erblickt.

Fig. 44. Aus einem horizontalen Schnitt durch das Peristom von Ant. ros., 180/1. Man erblickt die Abgangsstelle eines radiären Wassergefässes vom Wassergefässring. Dem Beschauer ist die innere dorsale Fläche des Schnittes zugewendet.




Digitized by Google

*T*, Aeste des Wassergefässringes zu den Mundtentakeln, in ihrer Wand Längsmuskelfasern, *RW*, das radiäre Wassergefäss, *T'*, dessen erster Seitenzweig.

Fig. 45. Schema der Vertheilung der Kelchporen in einem Interbrachialfelde.

Fig. 46. Schema der Vertheilung der Kelchporen in einem Interpalmarfelde.

## Tafel XVII.

Fig. 47. Schema der Muskelvertheilung im radiären Wassergefäss und dessen Seitenzweigen bei Antedon.

I, bei oberer (ventraler) Einstellung, *c*, die »bandelette musculaire«; II, bei mittlerer Einstellung, *a*, die quergetroffenen, senkrecht aufsteigenden Muskelfäden, *b*, die innere Begrenzung der Bezirke der senkrechten Muskelfäden; III, bei unterer (dorsaler) Einstellung, *d*, die untere (dorsale) muskelfreie Wand des Wassergefässes.

Fig. 48. Ein Stück des Hodens in einer Pinnula von Ant. ros., von aussen betrachtet, 100/1.

*a*, die Ansatzstellen der in das Lumen des Hodens vorspringenden Falten.

Fig. 49. Querschnitt durch den Hoden in einer Pinnula von Ant. ros., 100/1.

*a*, die nach innen vorspringenden Falten der Wandung mit dem darauf sitzenden samenbildenden Epithel, *b*, reife Samenmasse.

Fig. 50. Radiärer Schnitt durch Peristom und Tentakelrinne der Scheibe von Ant. ros., 110/1.

*E*, Epithel des Peristoms und der Tentakelrinne; *Wr*, radiäres Wassergefäss, von *a* bis *b* seitlich, von *b* an genau in der Mittellinie der Rinne getroffen; in letzterem Abschnitt sieht man auch das radiäre Nervengefäss; *St*, Steincanal, *ED*, Darmepithel, *L''*, Uebergang des Ventralcanals in die axiale Leibeshöhle, *BC*, Blutgefässe der circumvisceralen Leibeshöhle unterhalb des Ventralcanals. Nervenring und Radiärnerv sind in die Abbildung nicht mit eingetragen.

Fig. 51. Querschnitt durch den Analtubus von Ant. ros., 45/1.

*a*, Körperwand, *b*, Darmwand, nach innen Falten bildend, *c*, Ringmuskulatur des Enddarmes, *d*, Darmlumen, *e*, Darmepithel, *f*, kuglige Körper, *L*, Leibeshöhle.

Fig. 52. Ein Stück des Blutgefässnetzes in den Maschenräumen der intervisceralen Leibeshöhle von Ant. ros., 110/1.

Fig. 53. Epithel der Leibeshöhle von Ant. ros., 500/1.

Fig. 54. Querschnitt durch eine Tentakelrinne der Scheibe von Ant. ros., 110/1.

*BC*, Blutgefässe der circumvisceralen Leibeshöhle unterhalb des Ventralcanals; *a*, Körperwand, *b*, kuglige Körper.

Fig. 55. Querschnitt durch eine orale Pinnula von Ant. ros., 110/1.

*a*, Wimperbecher, *b*, kuglige Körper, *K*, das Kalkglied.

Fig. 56. Ein Blutgefäss aus der intervisceralen Leibeshöhle von Ant. ros., 110/1.

*A*, das Blutgefäss mit *A'* seinen Aesten; *a*, Einblick in das mit innerem Epithel ausgekleidete Lumen, *b*, Spuren eines äusseren Epithelbelags.

## Tafel XVIII.

Fig. 57. Mittlerer Theil eines Horizontalschnittes durch die Scheibe von Ant. ros. zur Demonstration der Lage des dorsalen Organs, 45/1.

Fig. 58. Aus einem Verticalschnitt durch die Scheibe von Ant. ros. zu demselben Zweck, 18/1.

Fig. 59. Aus einem Horizontalschnitt durch die Scheibe von Ant. ros. zur Demonstration der Verbindung des dorsalen Organs mit Blutgefässen, 110/1.


Digitized by Google

In diesen drei Figuren bedeuten: *D*, die Darmwand, *BD*, Blutgefässe der intervisceralen Leibeshöhle, *a*, Verbindungsstelle eines Blutgefässes mit dem dorsalen Organ, *b*, Blutgefäss, durchschnitten.

Fig. 60. Querschnitt durch ein Läppchen des dorsalen Organs, Ant. ros., 500/1.

*a*, inneres Epithel, *b*, äussere Hülle.

Fig. 61. Querschnitt durch einen Arm von Ant. ros. dicht an der Scheibe.

*M*, Muskel, *K*, Kalkstück, *P'*, Porencanal in den Genitalcanal.

Fig. 62. Ein Tentakel der Pinnula von Ant. Eschr. mit Papillen, 180/1.

Fig. 63 u. 64. Tentakelpapillen von Ant. Eschr., 500/1.

*a*, das äussere Tentakelepithel, *b*, die Papille, *c*, die Fäden an der Spitze der Papille, *m*, die Muskellage in der Tentakelwand.

Fig. 65. Querschnitt durch eine männliche Geschlechtsöffnung an der Pinnula von Ant. ros., 110/1.

*a*, die Hodenwand, *b*, Oeffnung des Hodens.

Fig. 66. Ovarialöffnungen an der distalen Seite einer Pinnula von Ant. ros., 85/1.

Durch die Oeffnungen *A* erblickt man den im Innern gelegenen Eierstock *O*.

Fig. 67. Querschnitt durch Körper- und Darmwand in einem Interradius der entkalkten Scheibe von Ant. ros., 85/1.

*KW*, Körperwand, *D*, Darmwand, *a*, Lücken in dem Eingeweidesack, durch die Entfernung der Kalkkörper entstanden, *b*, kuglige Körper.

Fig. 68, 69, 70, 71 u. 72. Verschiedene Kalkkörper aus der Scheibe von Ant. ros., 180/1.

Fig. 73. Optischer Querschnitt durch eine männliche Genitalöffnung an einer Pinnula von Ant. ros., 200/1.

## Tafel XIX.

Verticaler Axialschnitt durch die Scheibe von Ant. ros., schematisirt. Die rechte Hälfte des Schnittes liegt radiär und geht durch die Ansatzstelle eines Armes; die linke Hälfte liegt interradiär.

*Ro*, die Rosette, *Br 1*, *Br 2*, *Br 3*, *Br 4*, das erste, zweite, dritte, vierte Brachiale. *M*, Muskeln der Kalkglieder, *Ci*, Cirrhus, *Ci'*, Faserstrang des Cirrhus mit Gefäss, *K*, Kammer des gekammerten Organs, *Lr*, radiäre, *Li*, interradiäre Fortsetzung der Leibeshöhle, *DO*, das dorsale Organ, *BD*, mit dem vorigen in Verbindung stehende Blutgefässe der intervisceralen Leibeshöhle, *BC*, Blutgefässe der circumvisceralen Leibeshöhle unterhalb des Ventralcanals, *L*, interviscerale, *L'*, circumviscerale, *L''*, axiale Leibeshöhle, *D*, Darm, *Es*, Eingeweidesack mit Kalkkörpern, *C*, die kugligen Körper, *P*, Kelchporen, *KW*, Körperwand, *Lp*, Kreislippe des Mundes, *B'*, am Blutgefässring hängende Aussackungen, *St*, Steincanal.

Erklärung der Farben: gelb, Nervensystem, roth, Blutgefässsystem, grün, Wassergefässsystem.

---

## Berichtigung:

p. 14, Anmerk. 1, Zeile 3 sqq. soll es heissen: »findet sich auch bei anderen Echinodermen, so bei Echinen, Spatangen Holothurien; bei den Ophiuren und Asterien aber«—.

---



Digitized by Google

# Die Thätigkeit des Regenwurms (Lumbricus terrestris L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens.

Von

**V. Hensen** in Kiel.

In den nachfolgenden Zeilen soll ein Gegenstand besprochen werden, der meines Ermessens eine nähere Beachtung sehr verdient. Es handelt sich darum, dass der, aus später sich ergebenden Gründen gewöhnlich für unfruchtbar erklärte Untergrund, durch die Thätigkeit der Regenwürmer in doppelter Beziehung und in ausgiebigem Maasse den Pflanzen nutzbar gemacht wird, nämlich durch Eröffnung von in die Tiefe führenden Wegen für die Wurzeln und durch Belegung dieser Wege mit Humus.

Ich habe dem Gegenstand seit einer Reihe von Jahren Aufmerksamkeit gewidmet, auch bereits auf der Naturforscherversammlung in Rostock eine Notiz davon gegeben. Da sich findet, dass die weitere Verfolgung auf Gebiete führen würde, welche meinen Studien zu fern liegen, begnüge ich mich, dasjenige mitzutheilen, was vom rein wissenschaftlichen Standpunct aus interessiren kann.

Die Beobachtungen beziehen sich auf den gewöhnlichen, seit Linné als Lumbricus terrestris bezeichneten Regenwurm, und zwar jenes grosse, bis 1 Fuss lange Thier, welches ungleich den kleineren, unter demselben Namen gehenden Würmern, sich tief in den Boden eingräbt, während letztere in den tieferen Lagen des Erdreichs nur recht spärlich gefunden zu werden pflegen.

Für das später Folgende wird es erforderlich sein, die Lebensweise des Wurmes zu schildern.

Es ist bekannt, dass die erwachsenen Thiere bei feuchtem Wetter in der Nacht an die Oberfläche kommen und hier, mit dem Hinterende in ihrer Röhre sich haltend, den Boden rings absuchen. Die Begattung, welche bei dieser Gelegenheit stattfindet, interessirt hier nicht. Im Uebrigen schleppen sie an vegetabilischem Material an ihre Röhre heran, was sie finden, abgefallene Stengel und Blätter und kleine Zweige, aber

Digitized by Google

sie ziehen auch junge, genügend biegsame Pflanzen herbei und verstopfen damit die Mündung ihrer Röhre, indem sie die Theile ein bis zwei Zoll tief hineinziehen. So kommt es, dass man des Morgens kleine Häufchen von Blättern oder Blattstielen über die Oberfläche des Erdbodens hervorragen sieht, an manchen Stellen stehen dieselben dicht bei einander, so dass fast auf jeden Quadratdecimeter ein Häuflein kommt, an anderen Orten wieder sparsamer. Jeder Haufen mündet in die Röhre eines Wurmes. Untersucht man die Sache näher, so findet sich, dass die Blätter von dem Wurm einzeln zusammengerollt werden und dann so in die Röhre gezogen sind, dass der Stiel nach aussen hervorragt. Häufig ist die Arbeit weniger sorgfältig gemacht, es ward ein beliebiger Theil gepackt und herabgezogen. Der in dem Rohr liegende Theil ist feucht und stark macerirt, ob dabei der Mundsaft des Wurmes mithilft oder nicht, ist unklar, jedenfalls geht die Maceration rasch vor sich, denn man findet die freien Theile zuweilen noch grün und gelb, während die in der Erde steckenden völlig im Zerfall begriffen sind. Erst in diesem macerirten Zustande werden die Pflanzen vom Wurm verzehrt, man findet die deutlichsten Spuren, dass er daran nagt, und nach einigen Tagen ist die Mahlzeit beendet. Auch am Tage wird davon gefressen, ich habe einige Male die Würmer dabei überrascht, obgleich sie bekanntlich bei dem Geräusch der Schritte tiefer in das Rohr hinein kriechen.

Man sollte meinen, dass nichts die Würmer hindern könne, die Nahrung tiefer in den Erdboden hinabzuziehen, jedoch dies geschieht im Allgemeinen nicht. Es war von Interesse, darnach zu forschen, weil der Gedanke nahe lag, es werde dem Untergrund vielleicht auf solche Art düngendes Material zugeführt. Bei den Nachgrabungen, welche in den verschiedensten Jahreszeiten angestellt wurden, liessen sich nur ganz vereinzelt pflanzliche Reste finden, so dass ich zu der Ansicht gekommen bin, es werde höchstens mehr zufällig hier und da, aber nicht systematisch und in Form von Vorräthen vegetabilisches Material in den Untergrund gebracht.

Bei solchen Untersuchungen lernt man die unterirdischen Wohnungen des Wurmes näher kennen. Der Ort, welcher vorzugsweise die nachfolgenden Thatsachen ergab, ist ein Garten mit einer $^3/_4$ Fuss mächtigen Humusschicht und einem Untergrund von gelbem Diluvialsand, in welchem Adern von weisserem Korallensand verlaufen.

Im Humus ist die Beschaffenheit der Wurmröhren nicht deutlich zu erkennen, weil die umgebenden Massen zu locker sind, im Sande jedoch markiren sie sich sehr deutlich. Sie verlaufen hier in grosser Zahl fast vertical nach abwärts und gehen bis auf 3, 4, selbst 6 Fuss in

Digitized by Google

die Tiefe. Dort angelangt laufen sie oft eine Strecke weit horizontal, doch enden sie häufiger ohne sich umzubiegen. Am Ende einiger dieser Röhren findet man den Wurm im Lager, sei es, dass er den Tag über dort zubrachte, sei es, dass das Geräusch der Arbeit ihn dorthin vertrieb. Er steht mit dem Kopf nach oben; rings um ihn findet man gewöhnlich die Röhre mit kleinen Steinchen von Nadelknopfgrösse austapeziert; dieselben sind, wie ich glaube, von der Oberfläche geholt.

In Fällen, wo dergleichen in der Nähe nicht vorhanden war, wurden Obstkerne, wahrscheinlich von frühreif abgefallenen Birnen herrührend, im Lager gefunden (Mitte December), so an einem Wurm 15 Stück, von denen einige ausgekeimt waren. Sehr vereinzelt fanden sich auch Kerne an anderen Stellen des Rohres. Man macht bei tiefen Ausgrabungen auf den Feldern nicht selten die Erfahrung, dass auf solchem Land unerwartet Pflanzenspecies zahlreich auftreten, welche seit langer Zeit dort nicht gewachsen waren, vielleicht giebt obiger Befund dafür eine Erklärung. Werden nämlich Sämereien theils absichtlich von dem Wurm herabgezogen oder gerathen sie zufällig in die Wurmröhre, so mögen sie in relativ trockenem Untergrund lange unverändert liegen bleiben, ohne zu keimen, namentlich wenn sie nicht weiter mit dem stets feuchten Körper des Wurmes in Berührung kommen.

Die Röhre, in welcher der Wurm sitzt, hat eine sandige Wandung, jedoch bemerkt man auch mehr oder weniger zahlreiche, etwa zwei Millimeter im Durchmesser haltende, auf der Spitze mit einer Delle versehene, schwarze Höcker, welche an die Wandungen angesetzt sind. Diese Massen machen den Sand fruchtbar, es sind die Excremente des Wurmes. Die mikroskopische Analyse ergiebt, dass die Höcker aus derselben Masse und Mischung bestehen, wie die dem Wurm entnommenen Excremente; belässt man den Wurm in dem unteren Theil der Röhre und trägt nur den oberen soweit ab, dass die Mündung in reinem Sande steht, so findet man am folgenden Morgen um die Mündung des Rohres die schwarzen Höcker frisch abgesetzt; wenn man endlich den Wurm in einem Gefäss mit reinem Sand sich seinen Gang graben lässt, zeigen sich in demselben nach einigen Tagen dieselben Massen. Die Delle ist Folge der Schrumpfung der ursprünglich fast flüssigen Masse. Obiger Satz, dass jene Absetzungen Excremente des Wurmes seien, ist demnach genügend erhärtet.

Neben den frischen Wurmröhren zeigen sich ältere, deren Wandungen ziemlich gleichmässig mit der vom Wurm gebildeten Erde besetzt sind, ich habe den Bewohner niemals darin angetroffen. Man bemerkt, dass die schwarze Färbung etwas in den Sand hinein diffundirt. Weiter finden sich Gänge, die mehr oder weniger dicht mit schwarzer

Digitized by Google

Erde erfüllt sind. Der Durchmesser der letzteren Masse ist grösser, wie derjenige der leeren Röhren, die Contouren sind etwas verwaschen und unregelmässig, beides in Folge der schon erwähnten Diffusion. Endlich bemerkt man vertical verlaufende, verwaschene, mehr oder weniger breite schwarze Streifen im Sande, welche verrathen, dass schliesslich die Humusbestandtheile solcher gefüllter Wurmröhren völlig verwittern und nur der unfruchtbare Sand zurückbleibt.

In etwa der Hälfte der nicht ganz frisch gegrabenen Röhren finden sich Wurzeln von den auf der Oberfläche wachsenden Pflanzen. Manche dieser Wurzeln geben ein überaus zierliches Bild, weil alle Verzweigungen rein präparirt dem Beschauer vorliegen. Wurzelstämmchen von $^1/_2$ bis $^1/_4$ Mm. Durchmesser verlaufen durch die ganze Länge des Rohres bis an dessen Ende und geben an die Wandungen feine Zweige ab, welche üppig mit Wurzelhaaren bedeckt sind, so dass es aussieht, als wenn man ein zierliches Gespinnst vor sich habe. Besonders schön findet man solche Wurzelverzweigungen unter seit ein paar Monaten verpflanzten Blattgewächsen und unter Getreide, weil hier die Wurzeln sich rasch und stark entwickeln und keine abgestorbenen oder gebräunten Aeste daran sind. Am schönsten sah ich es unter Kohlpflanzen. In der That müssen diese Röhren dem Wachsthum der Wurzeln sehr günstig sein. Ist einmal eine Wurzelfaser in ein solches Rohr eingetreten, so kann sie, ihrer Schwere folgend, in der feuchten Luft des Ganges fortwachsen, ohne auf den geringsten Widerstand zu treffen und findet dabei feuchte, lockere und fruchtbare Erde im Ueberfluss. Kaum dürften günstigere Bedingungen für das Wachsthum der Wurzeln von Landpflanzen zu finden oder anzugeben sein, als die geschilderten.

Dieser Befund führt uns weiter zu der Frage, ob alle Wurzeln, welche in dem Untergrunde (von Felsspalten und Derartigem natürlich abgesehen) sich finden, ursprünglich in den Gängen der Würmer gewachsen sind? Es ist nicht leicht mit Sicherheit eine Entscheidung zu treffen, denn während sich sehr klar das Vorkommen von Wurzeln in den Röhren nachweisen lässt, ist der gegentheilige Befund immer etwas anfechtbar.

Unzweifelhaft schieben sich die Wurzeln der Dünenpflanzen selbstständig im Sande fort oder werden vom Winde mit Sand überhäuft, so habe ich mich auf den Dünen von Sylt davon überzeugt, dass der Sandhafer (Ammophila arenaria) ohne die Beihülfe von thierischen Röhren seine Wurzeln ausbreitet, aber diese gehen auch nicht in grosse Tiefen! (wenigstens nicht ohne äussere Ueberhäufung mit Sand durch den Wind).

Digitized by Google

Im Garten liegen die dickeren Wurzeln perennirender Gewächse häufig in reinem Sand, aber da, wie erwähnt, die Erde in den Röhren fortwährend verwittert, so kann man aus diesem Befunde noch nicht schliessen, dass sie ausserhalb einer Röhre gewachsen seien. Die Wurzeln der Obstbäume wachsen, so weit sie im Sande verlaufen, vertical nach abwärts und verzweigen sich alsdann horizontal in derselben Tiefe, in welcher die Gänge der Würmer horizontal enden. Daraus schliesse ich, dass sie ursprünglich den Röhren der Würmer folgten, wenngleich sie schliesslich sich weiter gebohrt haben mögen. Andere Wurzeln, so namentlich diejenigen des Meerrettigs (Cochlearia armoracia L.) zeigen in den verschiedenen Höhen des Sandgrundes einen mehr oder weniger horizontalen Verlauf. Allerdings findet man gleichzeitig feine 1 bis 2 Mm. weite Canäle, welche von kleineren Würmern verschiedener Species herrühren, horizontal verlaufend, aber in diesen findet sich kein Humus abgesetzt. Letztere Röhren mögen der Weg für diese Wurzeln gewesen sein, es ist das kaum zu entscheiden. Meine Ansicht ist jedoch, dass die Pfahlwurzeln und überhaupt solche Wurzelformen, welche mit dickerer Spitze vorwärts wachsen, sich selbst den Weg im Untergrund bahnen können. Dagegen werden die feinen und biegsamen Saugwurzeln den Weg in die Tiefe schwerlich anders gewinnen können, als durch solche vorgebahnte Wege. Während ich auf Stoppelfeldern (abgeerndteten Kornfeldern) solche Wurzeln in grosser Zahl in den Röhren antraf, war es mir nicht möglich, ausserhalb derselben solche im lehmigen Grund nachzuweisen, und doch war die Festigkeit des Bodens der Beobachtung günstig. In der That ist nicht einzusehen, wie diese Wurzelfasern in relativ kurzer Zeit bis 5 und 6 Fuss tief sollten vordringen können ohne vorgebahnte Wege. Also nur da wo Regenwürmer sich finden, werden die Wurzeln einjähriger Gewächse tief in den Untergrund einzudringen vermögen. Ob und in wie weit durch das Einsenken in den Untergrund das Gedeihen der Pflanze bedingt und gefördert werde, müssen weitere Untersuchungen lehren, doch lässt sich Folgendes aussagen. Da die Pflanzen in Blumentöpfen ein gutes Gedeihen finden, kann ein fruchtbarer Untergrund entbehrt werden. Dass jedoch jemals festgestellt werde, die geschilderten Verhältnisse seien den Pflanzen schädlich, ist unwahrscheinlich. Es ist gewiss, dass bei trockener Witterung der Untergrund bedeutend länger feucht bleibt wie die Ackerkrume, daraus ist zu schliessen, dass derselbe namentlich in der dürren Sommerzeit eine erheblichere Rolle spiele. Insofern aber überhaupt die Wurzeln mit Hülfe der Wurmröhren eine grössere Entfaltung im Humus erlangen, insoweit dürfte der

Digitized by Google

Factor, welchen die Wurzeln beim Wachsthum der Pflanzen spielen, sich durch den Einfluss der Würmer vergrössern.

Aus diesen Gründen hat es Interesse den betreffenden Verhältnissen näher zu treten.

Die mikroskopische Vergleichung der vom Regenwurm abgesetzten Erdmassen ergiebt, dass dieselben der sog. zweijährigen Blättererde sehr ähnlich sind. Es ist bekannt, dass die Gärtner aus vermoderten Blättern, welche mit etwas Sand gemischt werden, die Erde zur Füllung der Blumentöpfe bereiten. Nach einjährigem Liegen der Blätter findet man noch sehr viele zusammenhängende Zellgerüste darin, nach zwei Jahren sind die meisten Zellen zerstört, doch finden sich noch einzelne Zellen und Gewebsfetzen, obgleich gebräunt und zerreiblich. Nach drei Jahren findet man nur noch mit Mühe einzelne verschrumpfte Zellen zwischen den Sandkörnern und den zahlreichen braunen Molekeln heraus. Der Darminhalt des Wurms und dessen Excremente zeigen in Bezug auf die qualitative Zusammensetzung sehr nahe das Verhalten zweijähriger Blättererde. Neben vielen Sandkörnern und braunen organischen Bröckeln finden sich einzelne zusammengefallene braunwandige Pflanzenzellen und nicht selten Epidermisfetzen von 10 oder mehr zusammenhängenden Zellen.

Die Massen nehmen bereits bei 100° ein constantes Gewicht an und bekommen eine gelbliche Farbe, geglüht schwärzen sie sich unter Ausscheidung von Kohle und veraschen ohne Schwierigkeit.

Die quantitative Untersuchung der bei 100° getrockneten Substanzen ergab Folgendes:

| | Sand des Untergrundes. | Excremente von der Oberfläche[1]). | Excremente aus dem Rohr. | Excremente aus dem Rohr. | Excremente, dem Wurm entnommen. | zweijährige Blättererde. | Erde von ungedüngtem Kartoffelland, Garten. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Verlust beim Glühen in % | 1,44 | 3,33 | 5,0 | 4,36 | 5,6 | 19,43 | 5,13 |
| Ueberschuss üb. d. Untergrund | | 1,89 | 3,56 | 2,92 | 4,16 | 17,99 | 3,69 |
| Lösliche Asche | | 0,1 | 0,18 | | | | |
| Stickstoff | | | | 0,14 | | | |

Der Sand des Untergrundes schwärzte sich beim Glühen ein wenig, so dass auch in ihm Spuren organischer Stoffe sich finden, doch wird die Hauptmasse des oben angegebenen Verlustes festgebundenes Wasser

1) Etwas verwittert, wahrscheinlich von Lumbricus communis Hofmstr. herrührend.

Digitized by Google

sein. Die Blättererde mit so starkem Kohlenstoffgehalt ist nicht unmittelbar brauchbar.

Dass die Regenwurmerde ähnlich zusammengesetzt ist, wie fruchtbarer Humusboden, ergiebt eine Eldener Vergleichung. Der Boden von Eldena enthält nach VARRENTRAP 1,76 % org. Substanz mit 0,12 Stickstoff, WIEGMANN und POLSTORF[1]) finden künstliche Erdmischung mit 5,5 % organischer Substanz gut geeignet. Die Schwarzerde (Tscherno-sem) Russlands enthält 5 bis 12 % organischer Substanz mit 0,4 bis 0,9 % N. Hier sind aber mikroskopische Organismen in grosser Masse beigemengt.

Versuche über die Fruchtbarkeit der Excremente sind leider nicht angestellt, doch lässt sich dieselbe kaum bezweifeln.

Es erübrigt noch die Thätigkeit des Wurms näher auszuwerthen.

Zwei Würmer wurden in einen Glashafen von 1½ Fuss Durchmesser gebracht und derselbe 1½ Fuss hoch mit Sand (2½ Cub.-Fuss) gefüllt, darauf ward die Oberfläche mit einer Lage von abgefallenen Blättern bedeckt. Die Würmer waren rasch bei der Arbeit und nach 1½ Monaten waren viele Blätter bis 3 Zoll tief in die Röhren gezogen, die Oberfläche des Sandes war mit Humus, der Form nach Wurmexcremente, in 1 Centimeter hoher Lage ziemlich vollkommen bedeckt und im Sande fanden sich zahlreiche Wurmröhren. Dieselben waren theils frisch, theils mit 3 Mm. dicker Humuswand versehen, theils völlig von Humus erfüllt. Jetzt würden Pflanzen in diesem Sande haben gedeihen können, doch konnte die Probe nicht gemacht werden.

Ich habe gelegentlich eine Zählung der grossen offenen Wurmröhren in dem Garten angestellt, es waren deren mindestens 64 auf 14½ □Fuss, also auf 2 □Fuss mindestens 9. Die Anzahl der Würmer, welche in der Tiefe gefunden werden, beträgt 2 bis 3 auf 1½ Quadr.-Fuss oder 0,15 Quadr.-Meter. Ein solcher Wurm wiegt frisch und darmrein gegen 3 Gramm. Demnach würden auf die Hectare 133000 Würmer mit 400 Kilo Gewicht, auf den Morgen 34000 Stück im Gewicht von circa 100 Kilo kommen. Ein Wurm giebt in 24 Stunden 0,5 Gr. Excremente, wenn er frei hingelegt wird; wahrscheinlich wird im natürlichen Zustand eher mehr wie weniger davon gebildet. Die Darmentleerungen werden übrigens nicht nur an der Oberfläche des Erdbodens und an den Wandungen der Röhre abgesetzt, sondern man findet sie auch mitten in der lockeren Humusdecke der Blumenbeete, wo sie in beträchtlicher Menge sich anhäufen. Wenn, wie kaum

1) LIEBIG, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur. 1865. Bd. I. p. 331.

Digitized by Google

zu bezweifeln die Schleifencanäle die Function der Nieren versehen, werden die stickstoffreicheren Excretionen des Wurms noch gleichmässiger im Erdreich vertheilt werden, wie die humösen Excremente, da wohl überall, wo der Wurm sich aufhält, Entleerungen der Schleifencanäle in das Erdreich eindringen werden.

Vorstehende Beschreibung kann natürlich nur für die beschränkten von mir untersuchten Localitäten Geltung beanspruchen, jedoch wird der Wurm überall, wo er vorkommt[1]), eine ähnliche Wirksamkeit entfalten müssen. Auf den hiesigen Kornfeldern dürfte seine Verbreitung allgemein sein, doch schätze ich, dass er etwa halb so dicht verbreitet ist, wie in den Gärten. Merkwürdig ist es, dass der Wurm grosse Neigung zu haben scheint, unter dem Steinpflaster sich einzufinden. Wenn dies nicht wäre, würde es leicht sein die unbelebteren Strassen von Graswuchs frei zu halten, jedoch der Sand zwischen den Steinen wird rasch durch die Arbeit der Würmer mit Humus bedeckt und dann gedeihen die Pflanzen.

Es wird den Regenwürmern nachgesagt, dass sie die Wurzeln abnagten und dadurch schädlich würden. Dies möchte ich aus mehrfachen Gründen in Abrede stellen. Es glückte niemals nachzuweisen, dass wirklich Wurzeln von dem Wurm benagt worden waren, und doch hätte dieser Nachweis nicht schwer fallen können, wenn solches geschähe; auch der Darminhalt einiger darauf hin untersuchten Thiere liess keine frischen Pflanzenzellen erkennen. Die Art der sicher constatirten Nahrungssubstanz der Würmer spricht gegen die Möglichkeit obigen Nahrungsmaterials, denn wenn die trocknen und todten vegetabilischen Substanzen erst noch besonders macerirt werden müssen, ehe der Wurm sie aufnimmt, wird seine Verdauungskraft kaum ausreichen, frische Pflanzengewebe zu bewältigen. Allerdings machen die Gärtner die Erfahrung, dass die Anwesenheit der Würmer in den Blumentöpfen dem Gedeihen der betreffenden Pflanzen schädlich sei, dabei könnten aber doch andere Umstände z. B. Entblössung oder mechanische Zerreissung von Wurzelfasern die Schuld tragen.

Der Umstand, dass die Würmer keine Vorräthe mitnehmen, musste veranlassen, sich über ihr Verhalten bei gefrorener Erde zu orientiren.

Bei solcher Untersuchung fand sich, dass einzelne Thiere $1\frac{1}{2}$ Fuss tief, steif gefroren vorkamen, die Mehrzahl aber in grösserer Tiefe stand und dasselbe Verhalten wie mitten im Sommer zeigte. An den frisch herausgenommenen Würmern bemerkt man stets eine grosse Schlaff-

[1]) Das Vorkommen ist jedenfalls sehr allgemein, selbst auf kleineren Inseln, z. B. auf Capri, findet er sich.

Digitized by Google

heit des Körpers und schwache Beweglichkeit, erst nach einigen Minuten stellt sich die gewohnte Energie der Muskelcontractionen ein. So verhielten sich auch die im Winter herausgeholten Würmer. Es war jedoch auffallend, dass in den Röhren keine frischen Excremente sich fanden, da die Thiere nicht heraus können, so würden diese vorhanden gewesen sein, wenn Nahrungsaufnahme stattfände. Demnach wäre doch eine Art Winterschlaf anzunehmen.

Andere Thiere, welche etwa eine ähnliche Thätigkeit, wie die Würmer, entfalten könnten, fanden sich nicht vor, jedoch soll nicht in Abrede gestellt werden, dass es deren geben mag.

In den Röhren der Würmer finden sich Juliden (Tausendfüsse) zahlreich, Skolopendren weit seltener. Kleine weisse Isopoden sind häufig, ebenso kleine Filarien. Sehr reiche Ausbeute erhält man nicht, doch würde sich, namentlich wenn man in der Nähe perennirender Gewächse gräbt, die Untersuchung der Fauna dieser Röhren lohnen. Beim Graben stösst man zuweilen auf kleine Frösche und Kröten, diese gelangen durch die Gänge des Maulwurfs in die Tiefe, man findet, dass der Maulwurf, wenn er in der Tiefe Gänge anlegt, das Niveau der Lagerplätze des Regenwurms beibehält.

Werfen wir einen Blick rückwärts auf die Thätigkeit des Wurms in Bezug auf die Fruchtbarkeit des Bodens! Es ist klar, dass kein n e u e s Düngmaterial durch ihn herbeigeschafft werden kann, aber er verwerthet das vorhandene in verschiedener Weise: 1) er besorgt eine gleichmässige Vertheilung des natürlichen Düngmaterials der Felder, indem er Blätter und lose Theile der Gewalt des Windes entzieht und fixirt; 2) er beschleunigt die Umsetzung dieses Materials; 3) er vertheilt es in den verschiedenen Lagen des Bodens; 4) er eröffnet den Pflanzenwurzeln den Untergrund; 5) er macht diesen fruchtbar.

Diese Arbeit verrichtet er, wie die Heinzelmännchen des Märchens, unablässig, Jahr für Jahr, ohne Kosten und anderweite erhebliche Nachtheile.

Es kann gewiss für den Gärtner nicht gleichgültig sein ob ein Thiergewicht von 100 Kilo pr. Morgen bei seiner Arbeit mithilft oder nicht, noch dazu in einer Weise, die gar nicht nachgeahmt werden kann.

Wenn diese Darlegung des Sachverhaltes gleichgültig sein wird für alle diejenigen, welche jener Mitarbeiter sich erfreuen, so ist sie doch wohl theoretisch und practisch zu verwerthen. Es ist klar, dass eine chemische Analyse des Untergrundes keinen Aufschluss über die Fruchtbarkeit desselben geben kann, wenn nicht dabei die Wurmröhren in Rechnung genommen werden, der r e i n e Untergrund kann voll-

Digitized by Google

ständig frei von festen Theilen, welche den Pflanzen brauchbare Substanzen liefern können, sein, und doch werden ihre Wurzeln in den Röhren vortreffliche Nahrung finden können. Chemische Studien über Beschaffenheit und Entstehung des Humus werden nicht wohl die Rolle des Regenwurms ausser Acht lassen dürfen.

Practisch verwerthbar sind jene Erfahrungen vielleicht bei der Urbarmachung und Bepflanzung von öde liegenden Ländereien. Eine Verpflanzung des Regenwurms in solche Gegenden und Zufuhr des Düngers in solcher Form, dass die Würmer sich davon nähren können, würde zum mindesten nicht schaden, vielleicht sehr nützen. Es ist jedoch nicht meine Absicht auf diese Verhältnisse näher einzugehen, aber ich hoffe eine Anregung zu deren Prüfung hierdurch gegeben zu haben.

## Anhang.

Erst nach Abfassung obiger Arbeit konnte ich W. Hofmeister: Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer, Braunschweig 1845, einsehen. Hofmeister hat die nationalöconomische Bedeutung dieser Thiere nicht gewürdigt, doch giebt er einige Angaben, welche besprochen werden müssen.

Bei Beschreibung seines Lumbricus agricola, der mit dem von mir berücksichtigten Wurm identisch ist, giebt er an, die Thiere 6 bis 8 Fuss tief unter der Oberfläche einzeln oder in Nestern zusammengeballt gefunden zu haben. Letzteres Verhalten ist mir auffallend, ich habe es niemals beobachtet. Er sagt ferner aus, dass diese Art ihre Röhren zuweilen bei Nacht ganz verlasse; dies geschieht hier jedenfalls sehr selten, die grosse Regel ist dass die Thiere mit dem Schwanzende im Rohr sich halten. Ich lege darauf Gewicht, weil dadurch angezeigt wird, dass die Würmer nur in dichter Vertheilung die natürlichen Bedingungen für ihre Fortpflanzung finden können.

Ueber die Röhren meldet er Folgendes: Wenn nicht starke Regen oder sonst zerstörende Einflüsse einwirken, dient der einfache Canal ziemlich lange. Selten theilt sich die Röhre unter der Oberfläche in zwei und mehrere. In die Tiefe hinein scheint der Canal immer nur einfach zu sein. Die Wände sind bei alten, oft gebrauchten, hart und wie polirt.

Diese Beschreibung scheint mit der meinen absolut nicht zu stimmen. Obgleich ich zunächst nur für die von mir untersuchten Localitäten meiner Beschreibung Gültigkeit vindiciren darf, ist es doch in hohem Grade unwahrscheinlich, dass Hofmeister andere Verhältnisse sollte vor sich gehabt haben. Ich glaube, dass Hofmeister nicht die

Digitized by Google

Röhren im Untergrunde, sondern deren Mündungen an der Oberfläche im Auge gehabt hat, was auch sein Ausdruck »in die Tiefe hinein scheint der Canal« bestärken dürfte. An der Oberfläche ist auch hier der Canal gut geglättet und unsere Befunde würden sich demnach doch nicht widersprechen.

Ueber die Nahrungsaufnahme des Wurms berichtet Hofmeister p. 17 ausführlich und in derselben Weise wie dies oben von mir geschehen ist. Er findet dass Hagelkörner 6 bis 8 Stunden im Darm des Wurms verweilen, doch scheint es mir bedenklich, daraus Schlüsse auf die Dauer der Verdauung zu machen, da die Wahrscheinlichkeit, dass solche Schlüsse verkehrt seien grösser ist, als dass sie richtig seien.

Hofmeister ist der Ansicht, dass unser Wurm sich ausser von vermodernden Pflanzen auch noch von humusreicher Erde nähre. Diesem kann ich nur bedingt beistimmen, Erde, welche so kohlenstoffreich ist, wie die von mir analysirte Blättererde, wird wohl noch den Wurm ernähren können, aber der gewöhnliche Humusboden wird keine genügende Nahrung für den Lumbricus terrestris mehr abgeben können, dagegen sprechen die obigen Analysen sehr bestimmt.

Es mag sein, dass andere Arten von Regenwürmern noch dem gewöhnlichen Humus Nahrungsstoffe zu entziehen vermögen, darauf deutet fast die Analyse der Excremente von der Oberfläche, jedoch da gerade der L. communis zahlreich in humusarmen Boden gefunden wird, ist es überhaupt nicht wahrscheinlich, dass die Würmer wirklich von Erde leben, ich muss im Gegentheil glauben, dass in gewisser Weise das umgekehrte der Fall sei, dass sie nämlich erheblichen Antheil an der Production des Humusbodens haben.

---

Digitized by Google

# Ueber die Eifurchung der Ascaris nigrovenosa.

Von

Dr. **Alexander Brandt,**
Privatdocent in St. Petersburg.

Mit Tafel XX u. XXI.

Die Furchung des Ascarideneies bildete bekanntlich den Gegenstand wiederholter Forschungen; auch dient sie schon lange als geschätztes Demonstrationsobject bei academischen Vorlesungen. Unter diesen Umständen, — so sollte man meinen, — dürften die Furchungserscheinungen im Ascaridenei bereits zur Genüge klar gelegt sein; und in der That war man auch wohl darüber einig, dass man es hier mit einer sehr einfachen, regulär sich wiederholenden Theilung des Eiinhaltes zu thun habe, welche das Bild einer typischen Zelltheilung getreu veranschaulicht. Nur darüber existirten allerdings noch Controversen, ob das Keimbläschen vor dem Auftreten der ersten Segmentationsfurche schwinde oder nicht, und ob mithin die Furchungskerne einer Neubildung oder einer Proliferation des Keimbläschens ihren Ursprung verdanken. Welcher Histolog und Embryolog sollte daher nicht durch die neuen Angaben von Bütschli[1]) und besonders die von Auerbach[2]) frappirt worden sein? Die des letzteren schienen ja sogar alles bisher für Eifurchung und Zelltheilung Angenommene umzuwerfen.

Bereits seit einigen Jahren mit Studien über die Bildung und Deutung des thierischen Eies beschäftigt, konnte ich nicht umhin, die auch in morphologischer Hinsicht so eigenthümlichen Resultate der eben genannten Forscher einer Controluntersuchung zu unterwerfen. So ent-

1) Bütschli, O., Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nova Acta Acad. Leop. Car. XXXVI. 1873. 124 S., 11 Taf. (Cf. p. 101—104.)

2) Auerbach, L., Organologische Studien. Zur Characteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874. 8. 262 S., 4 Taf.

Digitized by Google

standen die gegenwärtigen Zeilen. Dieselben stellen einen Versuch dar, die Bütschli'schen und Auerbach'schen Angaben mit den bisher gültigen, so weit dieses möglich, in Einklang zu bringen.

Die vorbereitenden Manipulationen für meine Beobachtungen waren einfach folgende. Der aus der Lunge von Rana temporaria geholte Wurm wurde in einem Tropfen frischen Hühnereiweiss auf einem Objectträger an der Grenze des vorderen Drittels oder Viertels durchschnitten und alsdann, je nach Bedürfniss, entweder der hintere Abschnitt des Thieres mit den älteren, oder der vordere mit den jüngeren Embryonen, sowie Furchungsstadien mit Nadeln entleert. Darauf wurden die Präparate mit einem auf Wachsfüsschen ruhenden Deckgläschen versehen und schliesslich mit einem Oelrande, gegen die Verdunstung, umgeben. Die so angefertigten Präparate erhielten sich ausreichend lange, in einem Fall sogar über 24 Stunden am Leben. Eine leichte methodische Compression auf das Präparat auszuüben, wie dieses Auerbach behufs einer Abplattung, resp. grösseren Durchsichtigkeit der sich entwickelnden Eier so warm empfiehlt, erwies sich mir als durchaus entbehrlich.

Wenden wir uns nun zunächst den endlichen Schicksalen und der Lebensthätigkeit des Keimbläschens zu.

Bütschli lässt es aus Mangel an directen Beobachtungen unentschieden, ob dem Verschwinden des Keimbläschens blos ein Undeutlichwerden oder vielleicht eine Ausstossung aus dem Dotter zu Grunde liegt. Diese letztere Annahme basirt er auf einem Analogieschluss, nämlich darauf, dass neuerdings Oellacher die Ausstossung »für das Keimbläschen des Wirbelthiereies wahrscheinlich gemacht habe«. »Für die erste Möglichkeit sprechen jedoch auch eine Anzahl Gründe, da ich für die Kerne der Furchungskugeln eine gewisse Beweglichkeit annehmen muss, mit der häufig ein Undeutlichwerden derselben verknüpft ist« — äussert sich Bütschli weiter. Ueberhaupt verschliesst er sich durchaus nicht der Möglichkeit, dass die beiden ersten Furchungskerne Descendenten des Keimbläschens sein könnten. Anders Auerbach (p. 240). Dieser hält die Furchungskerne für vom Keimbläschen durchaus unabhängige Gebilde, welche nicht einmal aus protoplasmatischer Substanz beständen (mithin auch keine active Beweglichkeit besässen) und angeblich lediglich flüssige Ausscheidungen aus dem Dotterprotoplasma darstellen. Hieraus resultirt, dass das Keimbläschen schliesslich zu Grunde geht.

Betrachten wir zunächst die jungen, unreifen, noch runden oder birnförmigen Eianlagen (Fig. 1 u. 2), so finden wir in ihnen nicht nur einen lebhaften Formwechsel am primären und secundären Keimfleck, sondern treffen auch das Keimbläschen von variabler Gestalt.

Digitized by Google

Bald erscheint es kugelrund, bald nur rundlich; häufig hat es eine unregelmässig wellige Oberfläche — Thatsachen, welche nach meinen früheren Erfahrungen am Keimbläschen anderer Thierclassen, besonders der Insecten, sich durch amöboide Beweglichkeit erklären lassen. Diese Erklärung nun wird durch Beobachtungen an reifen oder nahezu reifen Eiern zur Gewissheit erhoben. Die Stellung, welche das Keimbläschen innerhalb des reifen Eies einnimmt, ist eine durchaus unbeständige: bald liegt es an einem der Pole, bald mehr im Centrum, bald oberflächlich, bald in der Tiefe. Wie selbstverständlich, präsentirt es sich je nach seiner Stellung mit sehr verschiedener Deutlichkeit. Wohl in noch grösserem Maasse hängt übrigens die Deutlichkeit des Keimbläschens von seiner jeweiligen Form ab. Diese erscheint häufig scharf umschrieben, mehr oder weniger kuglig, wobei sich das Keimbläschen am schönsten markirt und auch den Keimfleck am deutlichsten als amöboides Klümpchen hervortreten lässt. Ferner treffen wir Keimbläschen von den allerverschiedensten Formen an, nämlich: höckerige, klumpenförmige, unregelmässig sternförmige, ästige oder baumförmige, netzförmig verzweigte. Der Flächenraum, den das Keimbläschen hierbei in horizontaler Ausbreitung einnimmt, ist ein sehr verschiedener, je nach der Gestalt und Stellung dem Beschauer gegenüber (s. die Abbild.). Bisweilen ist seine Gestalt eine so fein vertheilte, diffuse, dass es sich nur mit grosser Mühe wahrnehmen lässt; bisweilen sogar will es gar nicht gelingen, dasselbe zu Gesicht zu bekommen. Es war nicht schwer, durch directe Beobachtungen nachzuweisen, dass bei all diesen Variationen des Keimbläschens amöboide Formveränderlichkeit im Spiele ist. Allerdings ist nicht jedes beliebige Keimbläschen fortwährend in Bewegung, vielmehr kommen auch Ruheperioden vor; dafür stösst man aber auch auf solche Keimbläschen, welche unaufhaltsam ihre Umrisse ändern, und zwar bisweilen so rasch, dass es schwer hält einzelne Bilder mit dem Bleistift zu fixiren. Da es mir darauf ankam, das endliche Schicksal der Keimbläschen, wo irgend möglich, aufzudecken, so liess ich mir nicht die Mühe verdriessen, einzelne dieser Gebilde im Verlauf von mehreren oder vielen, einmal sogar über 24 Stunden lang (selbstverständlich mit Unterbrechungen) zu beobachten (Fig. 3). Hierbei sah ich nun wiederholentlich das Keimbläschen nicht blos die baroquesten Gestalten annehmen, sondern sich auch in zwei und mehr Läppchen theilen, welche häufig kaum durch eine schwache Substanzbrücke oder Pseudopodien zusammenhingen, bisweilen auch gar nicht mehr verbunden zu sein schienen, später jedoch wieder miteinander verschmolzen. Bisweilen sah ich hier und da an der Peripherie des Dotters sich zeitweilig einen hellen, unregelmässig



Digitized by Google

höckerigen Saum ausbilden (*j—m*). Da letzterer mit dem amöboid gestalteten Keimbläschen in directem Zusammenhang zu stehen schien, so glaube ich, dass dieses Bläschen im Stande ist gelegentlich den Dotter zu umfliessen. Wiederholentlich habe ich verschiedene, ja hintereinander auch ein und dasselbe Keimbläschen amöboid diffus oder dendritisch sich zertheilen, schwinden und sich von neuem zusammenballen sehen. Nach all diesen Beobachtungen liegt es auf der Hand, dass bei der Beurtheilung der Frage, ob das Schwinden des Keimbläschens auf Zerstörung desselben beruhe oder nicht, die amöboiden Gestaltveränderungen desselben durchaus in Betracht kommen müssen, ja dass sie schon an sich eine genügende Erklärung für dieses Schwinden abgeben dürften. Bütschli hätte demnach mit seiner oben angeführten Vermuthung das Richtige getroffen. Diese Vermuthung basirt er, wie wir sahen, auf einem Analogieschluss von den Furchungskernen, für welche er eine gewisse Beweglichkeit annehmen zu müssen glaubt. Auch für diese letzteren bin ich im Stande eine amöboide Beweglichkeit auf das Entschiedenste zu bestätigen. Betrachtet man Eier der Ascaris nigrovenosa, gleichviel in welchem Stadium der Furchung, so fällt es leicht auf, dass die Kerne der Furchungskugeln sich durchaus nicht immer deutlich als helle, runde Bläschen markiren, sondern vielmehr häufig in einzelnen oder gar in allen Kugeln zu fehlen scheinen. Ein genaueres Zusehen genügt, um sich davon zu überzeugen, dass die Kerne in Wirklichkeit stets vorhanden sind; jedoch, Dank ihrer hochgradigen amöboiden Contractilität, häufig eine diffuse, verästelte, zerfetzte Gestalt annehmen und alsdann blos zeitweilig undeutlich oder unsichtbar werden. Bieten die Kerne eine sternförmige, radiär-dentritisch verästelte, resp. strahlenförmige Gestalt dar, so hat es den Anschein, als wären die Dotterkörnchen der betreffenden Furchungskugeln strahlenförmig um den Kern gelagert. Bütschli und besonders Auerbach dürften zu viel Gewicht auf die Radiärstreifung der Furchungskugeln legen, indem sie dieselben für constant und regelmässig zu halten scheinen, was sie jedoch nicht ist: in Wirklichkeit fehlt sie nämlich häufig, so namentlich bei runder, scharf umschriebener Form der Furchungskerne, und wenn sie vorhanden ist, zeigt sie die verschiedensten Grade der Ausbildung und ist meist unregelmässig, z. B. blos an der einen Seite des Kernes vorhanden, oder häufig mehr dendritisch als radiär. Die Streifung tritt auf und verschwindet wieder; wie dies auch ganz natürlich, denn sie besteht aus Pseudopodien der Furchungskerne, was übrigens bereits Bütschli richtig vermuthet hat [1]).

1) Er sagt nämlich (p. 103): »Nicht selten glaubte ich auch, namentlich bei der weiteren Theilung der Furchungskugeln, vorübergehende Gestaltveränderungen

Digitized by Google

Werfen wir einen Blick auf das oben über die Contractilität des [Keim]bläschens und der Furchungskerne Gesagte, und beachten wir [fern]er, dass weder ein allmäliges Auflösen des Keimbläschens von seiner [Ob]erfläche, noch ein Zerfallen in Bröckel, eine fettige Degeneration oder [ei]n Ausstossen desselben aus dem Dotter beobachtet wurde, so erscheint [es] mehr als plausibel, dass das Unsichtbarwerden des Keimbläschens eine Folge amöboiden Verschwimmens ist.

In Uebereinstimmung miteinander theilen uns Bütschli und Auerbach mit, dass nach dem Unsichtbarwerden des Keimbläschens zwei neue helle, bläschenförmige Gebilde im Ei auftauchen. Diese nähern sich einander und vereinigen sich zu einem gemeinsamen Körper, welcher sich darauf biscuitförmig in die Länge zieht und von der nunmehr auftretenden ersten Segmentationsfurche durchschnitten wird. (Ich hebe hier nur die Hauptpuncte hervor und berücksichtige lediglich die thatsächlichen Momente, mit vorläufiger Umgehung der Nebenumstände und differirenden theoretischen Auffassungen beider Autoren.)

Bütschli lässt zunächst nur das eine der neuen Bläschen (Kerne) an dem einen Eipole entstehen, und erst später, nach einiger Zeit, das zweite, und zwar in geringer Entfernung von dem ersten. Ihre Entstehung sei natürlicher Weise nicht direct sichtbar, und sie markirten sich erst, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben (l. c. Fig. 61 d. l.); woher denn Verfasser die Möglichkeit, dass das zweite Bläschen ein Abkömmling des ersten sei, wenn auch für unwahrscheinlich, so doch nicht für völlig widerlegt erachtet. »Bald sieht man in diesen Bläschen je ein dunkles Körperchen und kann nun über ihre Kernnatur nicht mehr zweifelhaft sein«. Auerbach sah bei Ascaris nigrovenosa und Strongylus auricularis die beiden Bläschen, im Widerspruch zu Bütschli, nicht in der Nähe ein und desselben Eipoles, sondern an den beiden entgegengesetzten Polen auftauchen, und basirt hierauf die Hypothese,

der Kerne in verschiedener Richtung gesehen zu haben, die sich wiederholten und mit der Theilung selbst in keinem Zusammenhang zu stehen schienen. Es schien mir selbst manchmal, dass sich vom Kerne aus strahlige Fortsätze in die Substanz des Dotters hinein erstreckten; alles dies muss mich in der Meinung bestärken, dass die Kerne zu gewissen Zeiten einen vielleicht ziemlich beträchtlichen Grad von Beweglichkeit besitzen, und dass das Undeutlichwerden der Contouren der Kerne hauptsächlich mit dieser Bewegung derselben zusammenhängt, indem dieselben um diese Zeit eine sich schnell ändernde, vielleicht mit in das Protoplasma hineinragenden Fortsätzen versehene Umgrenzung haben, was natürlich den Eindruck einer verschwommenen Contour hervorrufen muss. Ob sich die strahlige Anordnung der Dotterkörnchen mit solchen feinen Kernfortsätzen vielleicht in Zusammenhang bringen lässt, wage ich nicht zu entscheiden.«



Digitized by Google

dass das eine Bläschen gleichsam aus dem befruchtenden Stoffe der am betreffenden Pole eindringenden Zoospermien, das andere aus Eistoff bestehe. Die spätere Verbindung beider Bläschen wäre demnach gleichsam eine Conjugation. Abgesehen von der, wie es scheint, häufig parthenogenetischen [1]) Entwicklung der Eier von Ascaris nigrovenosa, tritt der Hypothese AUERBACH's noch der Umstand entgegen, dass, wie bereits aus den vorhergehenden Beobachtungen von BÜTSCHLI zu entnehmen ist, die Bläschen auch dicht bei einander in ein und demselben Eipole entstehen können.

Wie eigenthümlich die eben resumirten Phaenomene auch erscheinen mögen, so dürfte immerhin ein Versuch gerechtfertigt sein, dieselben auf allbekannte gewöhnliche Erscheinungen zurückzuführen.

Constatiren wir übrigens zunächst einige Thatsachen. Obgleich, wie ich gern gestehe, ursprünglich gegen die Existenz der BÜTSCHLI-AUERBACH'schen Kerne präoccupirt, gelang es mir doch, ohne jegliche Mühe ihr Auftreten und Aneinanderrücken zu bestätigen. In einzelnen Fällen sah ich die Bläschen an den extremen Eipolen, erst das eine, dann das andere auftauchen. Bald lagen sie hierbei in der Tiefe, bald oberflächlich. In anderen Fällen waren das eine der Bläschen oder auch beide im Moment ihres Auftretens mehr oder weniger von den Polen entfernt; dem Aequator des Eies genähert. Sie erscheinen weder urplötzlich als helle Kugeln, noch wachsen sie allmählich aus einem unscheinlichen Körnchen heran, sondern präsentiren sich anfangs als undeutlicher, matter, mehr oder weniger diffuser, unregelmässig gestalteter Fleck. Unter beständigen amöboiden Formveränderungen sieht man letzteren sich concentriren, zur Kugel abrunden und sich alsdann am deutlichsten markiren. Nunmehr weist das so entstandene Bläschen auch einen amöboiden Kern in seinem Innern auf. Einmal abgerundet, büssen die Bläschen zeitweilig ihre Kugelform auch wieder ein, indem sie fortfahren sich bald mehr, bald weniger energisch amöboid zu bewegen. Die beiden Bläschen sind entweder annähernd von gleicher oder auch von merklich ungleicher Grösse. Dass sie gegen einander zu rücken und sich zu begegnen pflegen, ist, wie erwähnt, Thatsache. Die Stelle, wo sie sich begegnen, sowie ihre Lage in Bezug auf die Eiachse und gegeneinander, ist jedoch eine durchaus variable. Zwei einander schon sehr bedeutend genäherte Bläschen sah ich in einem Fall sich von Neuem auf eine beträchtliche Distanz von einander entfernen. Bei diesen Raumveränderungen können zunächst zweierlei Ursachen in

1) Man vergleiche die Mittheilungen von CLAUS und LEUCKART. Tageblatt der 45. Versamml. Deutsch. Naturforscher u. Aerzte in Leipzig, 1872. p. 188.

Digitized by Google

Betracht kommen: erstens die amöboiden Eigenschaften der Bläschen und zweitens die des Dotters. Dass die Bläschen durch Vermittlung von Pseudopodien ihre Stellung wechseln, habe ich direct beobachten können; doch unterliegt es wohl kaum einem Zweifel, dass das Aneinanderrücken der Bläschen auch dann erfolgt, wenn sie kugelrund sind, und alsdann dürfte die Contractilität des Dotters concurriren. Dass eine solche und zwar in hohem Grade existirt, ist bereits seit lange bekannt. Sie äussert sich häufig in den mannigfaltigsten Gestaltsveränderungen der Dottermasse, in der Bildung von zeitweiligen Höckern, Wülsten und Furchen (Fig. 4, 7). Auch wenn die Oberfläche des Dotters dessen Activität durch nichts verräth, können seine Substanzpartikel sich immerhin durcheinander kneten. Doch scheint es etwas fraglich, ob hierdurch ein regelmässiges Aneinanderrücken der Bläschen erzielt werden kann? Uebrigens ist noch eine dritte Ursache für dies Aneinanderrücken denkbar, nämlich das Vorhandensein einer zwischen beiden Bläschen ausgespannten contractilen Verbindung, etwa in Form eines protoplasmatischen Netzes. Bei den bereits oben constatirten exquisiten amöboiden Eigenschaften des Keimbläschens liesse sich nämlich annehmen, dass dasselbe sich schliesslich als dendritisch netzförmiger Körper durch den ganzen Dotter verbreitet, ähnlich dem Protoplasma in einer saftreichen Pflanzenzelle. Nach dieser Auffassung wären nun die beiden in Rede stehenden Bläschen nichts weiter als locale Concentrirungen innerhalb des Protoplasmanetzes, wie sie auch im Protoplasma der Pflanzenzelle und den netz- und strahlenförmigen Pseudopodien der Rhizopoden so häufig vorkommen.

Mögen nun verbindende Fäden zwischen den beiden Bläschen vorhanden sein oder nicht, der Ursprung dieser Gebilde in der eben bezeichneten Weise, also durch Zusammenballung aus dem amöboid zertheilten Keimbläschen, dürfte, so deucht mir, nichts weniger als unwahrscheinlich sein. Zunächst ist es die grosse Uebereinstimmung in den optischen, morphologischen (amöboider Kern) und contractilen Eigenschaften zwischen dem Keimbläschen und den beiden neuen Kernen, welche ihr Entstehen auseinander befürworten; ferner ist es auch der Mangel irgend welcher Residuen eines etwa zu Grunde gegangenen Keimbläschens. Doch mehr noch als alles dieses sprechen für die eben formulirte Vermuthung einige directe Beobachtungen. So sah ich an dem über 24 Stunden lang beobachteten Ei das periodisch sich stark bewegende Keimbläschen in zwei Portionen zerfallen, welche bald noch eine mehr oder weniger deutliche Substanzbrücke, bald keine mehr zeigten, worauf sich das Keimbläschen wieder restituirte (Fig. 3 *b*, *c*; *m*, *n*, *o*; *q*, *r*). An einem anderen Ei (Fig. 7) konnte ich anfangs in

Digitized by Google

dem sich contrahirenden Dotter keine Spur eines Keimbläschens entdecken; darauf tauchte ganz oberflächlich in der Nähe des einen Pols ein helles, amöboides Bläschen auf, etwas später ein zweites ähnliches am entgegengesetzten Eipole. Unter fortwährenden lebhaften Contractionen des Dotters erschien nunmehr in der Nähe des ersten Bläschens noch ein drittes kleines, aber vollkommen deutliches (c. 3), und später, an der andern Seite (bei 4), scheinbar noch ein viertes. Darauf sah ich die Bläschen 1 und 3 aneinanderrücken und verschmelzen. Das Bläschen 4 verschwand wieder. Die nunmehr übriggebliebenen Bläschen, also das mit 2 bezeichnete und das aus der Verschmelzung von 1 und 3 hervorgegangene, näherten sich einander immer mehr und mehr, wobei besonders letzteres unter amöboiden Bewegungen vorschritt. Nachdem sich die Bläschen berührt, rückten sie noch beide zusammen merklich gegen den Aequator des Eies vor. Nunmehr bemerkte ich im Dotter eine sich den Bläschen anschliessende, recht weit verbreitete, hellere, zertheilte Wolke, welche wohl darauf hindeuten dürfte, dass die Substanz des Keimbläschens, aus welcher sich die vier, später zwei Bläschen differenzirt haben dürften, noch weiter durch die Dottermasse verbreitet gewesen sein mochte. Etwas später gestaltete sich Alles in der Tiefe des Dotters zu einer gemeinsamen lichten Wolkenmasse. Diese verlängerte sich unter beständigem Pseudopodienspiel in ein Gebilde, welches, in der Richtung der Längsachse des Eies liegend, eine im Allgemeinen biscuitförmige, im Speciellen jedoch knorrige, ramificirte, theils netzförmige Gestalt darbot. Schliesslich trat die erste Segmentationsfurche auf.

Nach diesen Beobachtungen dürfte man bei Beurtheilung des Wesens der räthselhaften sich verbindenden Bläschen jeder complicirten Theorie oder Hypothese entbehren können. Dieselben brauchen durchaus keine Gebilde sui generis zu sein, sondern dürften vielmehr für Theilstücke des amöboid zerfallenen, sich wieder aufbauenden Keimbläschen gehalten werden: dass Plastiden (und Kerne) spontan zu amöboiden Stücken zerfallen und sich aus denselben restituiren können, ist ja Thatsache. Für unseren speciellen Fall bliebe nur bemerkenswerth, dass der Wiederaufbau des Keimbläschens mit einer gewissen typischen Regelmässigkeit durch ein Uebergangsstadium von zwei Bläschen vermittelt wird; doch ist diese Regelmässigkeit, wie wir sahen, keine absolute, und dürfte daher nicht von fundamentaler, sondern nur secundärer Bedeutung sein. Ihre Ursache würde vielleicht in der Form, Consistenz oder chemischen Beschaffenheit des Dotters zu suchen sein.

Auerbach lässt die beiden Bläschen, nachdem sie sich aneinander gelegt, zusammen eine Drehung unter einem Winkel von 90° vollführen.

Digitized by Google

Ohne geradezu diese Beobachtung für irrthümlich zu erklären, möchte ich jedoch wenigstens das constante Vorkommen der Drehung leugnen; denn weder erwähnt ihrer Bütschli, noch habe ich sie selbst, sei es auch nur in einem einzigen Falle, wahrnehmen können. Sie dürfte daher wohl eine nur zufällige Erscheinung sein, welche übrigens um so leichter hat eintreten können, als Verschiebungen der Bläschen bald nach dieser, bald nach jener Richtung, sowohl mit als auch ohne partielle Drehung von mir bisweilen wahrgenommen wurden. Unter diesen Umständen fällt die von Auerbach (p. 248) aus der Drehung deducirte Theorie zusammen. Derselbe wähnt nämlich, dass die Drehung der sich begegnenden, aus verschiedenen Eipolen stammenden und daher den weiblichen und männlichen Zeugungsstoff repräsentirenden Bläschen ein wichtiges Entwicklungsmoment darstelle, weil durch dieselbe jede der beiden ersten Furchungskugeln mit der Substanz des Ei- und des Spermakernes ausgestattet würde. Selbst die Drehung als constante Erscheinung zugegeben, dürfe diese Hypothese entbehrlich erscheinen, da auch ohne Drehung eine Vermischung der Substanz beider Kerne möglich wäre, und dies um so mehr, als ja Auerbach die Kerne für flüssige Tropfen hält und eine Karyolyse annimmt. Die Drehung erscheint übrigens um so weniger nöthig, als die beiden Kerne nach meinen Beobachtungen im Moment des Zusammentreffens eine sehr verschiedene Stellung zur Längsachse des Eies einnehmen: die Linie, welche ihre Centren mit einander verbindet, liegt häufig schon von Hause aus unter einem verschiedenen, auch wohl rechtem Winkel zu dieser Achse.

Ob die beiden Bläschen oder Kerne schliesslich zu einem zusammenfliessen oder sich lediglich aneinander legen, lässt Bütschli unentschieden, glaubt jedoch letzteres aus einem seiner Präparate (Fig. II *a*), in welchem er eine trennende Linie sah, schliessen zu müssen[1]. Dass diese Linie auch in den späteren Stadien persistirte, ist nicht bemerkt. Ich glaube mich daher durchaus nicht im Widerspruch zu den d i r e c t e n B e o b a c h t u n g e n unseres Verfassers zu befinden, wenn ich mit aller Entschiedenheit das endliche vollständige Verschmelzen der beiden Kerne behaupte und zwar auf Grund sehr wiederholentlicher Beobachtungen.

1) An und für sich dürfte die Auffassung ganz plausibel scheinen, dass beide Kerne nur scheinbar mit einander verschmelzen, in Wirklichkeit aber nur an und übereinander gelagert seien, um sich bei der Bildung der ersten Segmentationsfurche wieder zu trennen und die beiden ersten Furchungskerne darzustellen. Man hätte nach dieser Auffassung die beiden Bläschen einfach für die das Keimbläschen deplacirenden ersten Furchungskerne zu halten, wobei nur ihr zeitweiliges Aneinanderlegen räthselhaft bliebe.


Digitized by Google

Der aus der Verschmelzung beider Bläschen resultirende Körper hat durchaus keine constante, sondern vielmehr eine amöboid veränderliche, meist ramificirte Form (Fig. 6, 7). Nicht blos seine Form, sondern auch seine Stellung ändert er beständig. Bald früher, bald später offenbart er die Tendenz sich in die Länge zu ziehen, und zwar in der Längsrichtung des Eies, wobei seine Grundgestalt biscuitförmig wird. Ich sage absichtlich G r u n d g e s t a l t, denn im Einzelnen ist der Körper recht unregelmässig geformt. Weder die Köpfchen noch das Mittelstück des Biscuits sind schlicht und regelmässig, sondern mit den verschiedensten ramificirten, strahligen, varicosen Pseudopodien besetzt. Dabei ändert er stets von Secunde zu Secunde seine Umrisse (Fig. 4 *e*, *f*; 5 *h*—*k*; 6 *f*; 7 *f*—*h*). Die Figuren von Bütschli und Auerbach haben daher meinen Erfahrungen nach blos als Schemata Geltung. Das Keimbläschen, — man gestatte mir den Gebrauch dieses Terminus, — büsst seine irreguläre Gestalt auch im Moment des Einschneidens der Segmentationsfurche nicht ein. (In einem Falle war es in diesem Moment S-förmig gekrümmt — Fig. 9 *b*.) Wohl möglich, dass die weit ausgedehnten und ramificirten Pseudopodien des in der betreffenden Periode ganz besonders energisch amöboiden Keimbläschens einen starken Reiz auf die contractile Dottersubstanz ausüben und so das Zustandekommen der Segmentationsfurche begünstigen.

Ueber die von Auerbach gelehrte Karyolyse und palingenetische Kernbildung können wir uns kurz fassen. Dem kritischen Leser der Auerbach'schen Schrift dürfte es nicht schwer fallen in ihr die Beobachtungen und Thatsachen von den Annahmen und Hypothesen zu sondern. Derselbe möchte hierbei leicht zur Ueberzeugung gelangen, dass diese Lehre von der Lösung und Wiedergeburt der Kerne sich weder aus den Abbildungen noch thatsächlichen Mittheilungen Auerbach's direct deduciren lässt, sondern blos als freie Deutung dieser sowohl als jener erscheint. Alle seine thatsächlichen Beobachtungen lassen sich wohl ungleich einfacher durch die amöboiden Eigenschaften des Keimbläschens erklären. Hätte dem Verfasser, als er seine Beobachtungen anstellte nur überhaupt die Möglichkeit vorgeschwebt, dass das Keimbläschen und die dasselbe deplacirenden Kerne amöboid sein könnten, so dürfte er gewiss sofort volle Bestätigung hierfür gefunden haben. Nachdem aber bereits die directen Beobachtungen abgeschlossen, die palingenetische Theorie der Kerne einmal geschaffen war, und die Kerne eine blosse passive Saftmasse oder flüssige Ausscheidung des Zellprotoplasma, resp. des Dotters, darstellen sollten, konnte der Verfasser wiederum gar zu leicht seine gegenwärtige negirende Stellung in Bezug auf die Existenz amöboider Kerne überhaupt einnehmen, so namentlich

Digitized by Google

(p. 246) gegenüber den trefflichen, umfassenden Beobachtungen HANSTEIN's am pflanzlichen Zellkern. Die von ihm selbst für Ascaris und Strongylus beschriebenen Bewegungen, Drehungen, Verschmelzungen der Kerne im Dotter sollten mithin als wirkende Ursache lediglich die Activität des umgebenden Protoplasma haben (p. 247)[1].

Im Gegensatz zu den Nuclei betrachtet AUERBACH die Nucleoli, auch die der Furchungskugeln, als aus wirklichem Protoplasma bestehende Gebilde, da er an den Speicheldrüsen-Nucleoli älterer Muscidenlarven amöboide Bewegungen direct gesehen (p. 240). Hieraus erwuchs unserem Forscher eine morphologische Schwierigkeit insofern, als das Kernkörperchen nunmehr nicht ein dem Kern untergeordnetes Gebilde bleiben könnte. Hierin dürfte das Motiv dafür zu suchen sein, dass AUERBACH in dem Kernkörperchen, resp. Keimfleck ein aus dem umgebenden Protoplasma in den flüssigen Kerntropfen eingewandertes oder ausgeschiedenes Partikel zu vermuthen geneigt ist.

Nun noch einige ergänzende Angaben über den Furchungsprocess. Bereits lange bevor das Keimbläschen sich restituirt und die oblonge, unregelmässige amöboid-biscuitförmige Gestalt angenommen, macht der Dotter bei seinen gelegentlichen Contractionen häufig Versuche die erste Segmentationsfurche zu Stande zu bringen. Die Furche entsteht und verstreicht wieder, wahrscheinlich ohne den Dotter ganz durchschnitten zu haben. Diesen Vorgang sah ich an einem Ei, mit den »beiden Kernen« in kurzer Zeit sich zweimal wiederholen, wobei sich die Segmentationsfurche an zwei verschiedenen Stellen bildete (Fig. 8). Die Bildung der beiden Bläschen und deren Wiedervereinigung könnte vielleicht auf Grund eines Analogieschlusses als ein Versuch des Keimbläschens zur Zweitheilung betrachtet werden. Dem Zeitpunct ihres Auftretens nach dürften die erwähnten provisorischen, vor Wiedervereinigung der beiden Bläschen zum Keimbläschen auftretenden Dotterfurchen von Ascaris der definitiven Dotterfurche derjenigen Thiere entsprechen, bei welchen das Zerfallen des Keimbläschens durch Theilung normal der Bildung der Segmentationsfurche voraneilt und nicht etwa mit ihr coincidirt, wie bei Ascaris. — Die beiden definitiven Furchungskugeln sind, wie bereits von Anderen bemerkt, in den einzelnen

[1] In Bezug auf active Formveränderungen des Zellkerns, sowie auch des Keimbläschens und Keimfleckes verweise ich auf das Schlusscapitel meiner Arbeit über die Eiröhren der Periplaneta orientalis (St. Petersburg 1874), ferner auf zwei neuere, im Archiv f. mikr. Anat. gedruckte Notizen über den Keimfleck und über die Kerne der rothen Blutkörperchen, desgleichen besonders auf den letzten Abschnitt einer unter der Presse befindlichen Schrift über das Ei, vorzüglich das der Insecten.

Digitized by Google

Fällen entweder gleich oder mehr oder weniger ungleich; die relativen Grössenverhältnisse dieser Kugeln können also, für unser Thier wenigstens, nicht von Belang für die weitere embryonale Entwicklung sein.

Die Vorgänge am Keimbläschen im Moment des Einschneidens der ersten Segmentationsfurche und unmittelbar nach demselben sind von ganz besonderer Wichtigkeit für die Beurtheilung der vermeintlichen Karyolyse. Die diesem Aufsatze beigefügten, möglichst naturgetreuen Figuren (4 *e—f*, 5 *h—l*, 6 *f—h*, 7 *g—k*, 9 *a—c*) erläutern, wie ich hoffe, zur Genüge, wie einfach die fraglichen Vorgänge sind. Zur weiteren Erläuterung genügen wenige Worte. Das annähernd biscuitförmige oder unregelmässig knorrige, ästige und strahlige Keimbläschen, welches unaufhaltsam proteïsch seine Gestalt ändert, wird durch die einschneidende Segmentationsfurche halbirt; statt eines Kerngebildes haben wir nunmehr zwei, in jeder Furchungskugel zu einem. Die amöboiden Eigenschaften dieser Tochterkerne sind genau dieselben wie die des ungetheilten Keimbläschens, woher denn auch die karyolytischen Figuren Auerbach's nichts weiter als der Ausdruck der verschiedensten, stets wechselnden Pseudopodien sind. Zeitweilig kommen die Furchungskerne in den Zustand der mehr oder weniger vollständigen Ruhe, d. h. sie runden sich zur Kugel ohne Pseudopodien ab. In mehreren Fällen nahm ich deutlich wahr, dass unmittelbar nach dem Zerfall des Dotters in die beiden ersten Segmentationskugeln, der centrale, der Segmentationsfurche zugewandte Abschnitt der amöboid gestalteten Furchungskerne sich abrundete, mehr concentrirte, jedoch ohne eine regelmässige Kugel darzustellen. Rundete sich der ganze Furchungskern unmittelbar nach Vollendung der Segmentationsfurche ab, so begann seine Abrundung gleichfalls vom centralen Ende. In beiden Fällen erhielten wir Bilder, die, stark schematisirt, denjenigen entsprechen dürften, welche Auerbach publicirt und aus welchen er wohl hauptsächlich auf eine Lysis und Palingenesis der Kerne schliesst: das centrale, sich abrundende Ende des Kernes wurde als der sich wieder ansammelnde tropfbar-flüssige Kern, die übrigen amöboid zertheilten Partien des Kernes hingegen als zersprengte flüssige Bestandtheile des ursprünglichen Kernes gedeutet. Der Umstand, dass der nach dem Eicentrum gerichtete Theil der Furchungskerne sich mit Vorliebe, wenn auch lange nicht immer, zuerst abrundet, möchte lediglich eine Folge eines mechanischen Reizes sein, welcher durch die Ruptur des Keimbläschens beim Einschneiden der Segmentationsfurche gesetzt wird.

Alles über die Entstehung der ersten Furchungskerne Gesagte gilt buchstäblich auch für die Kerne der späteren Furchungskugeln: stets

Digitized by Google

haben wir es mit hochgradig-amöboiden, sich bei der Furchung theilenden Gebilden zu thun. Von einer Karyolyse ist auch hier keine Spur zu entdecken, wohl aber ist ein zeitweiliges amöboides Auflösen zu Pseudopodien und Zerfliessen bis zum Unsichtbarwerden mit nachfolgendem Wiederhervortreten der Furchungskerne eine ganz gewöhnliche, sich viele Mal hintereinander an ein und denselben Kernen wiederholende Erscheinung. — —

Je weiter die Furchung vorschreitet und je kleiner die einzelnen Kugeln werden, desto grösser erscheint relativ der in ihnen enthaltene Kern. Die Gesammtmasse des Dotters bleibt ja stets dieselbe, so dass mithin die Dimensionen der einzelnen Furchungskugeln in derselben geometrischen Progression abnehmen, in welcher ihre Zahl zunimmt. Anders ist es mit ihren Kernen; diese sind von Nährstoff direct umgeben und wachsen auf dessen Kosten. Bei jeder weiteren Furchung verkleinern sie sich allerdings, wie auch die Dotterkugeln, doch in merklich geringerem Maasse, und nehmen in Folge dessen innerhalb dieser relativ einen immer grösseren Raum ein. Auf diese Weise werden schliesslich die Dotterballen, — wenn mich mein Auge nicht täuscht, — wenigstens in der besser sichtbaren, äusseren, dem animalen Blatt entsprechenden Schicht des Embryo, ganz aufgezehrt. Dies wird jedoch erst dann endgültig erreicht, wenn der Embryo in seiner Entwicklung bereits weit vorgeschritten und schon mehrfach gewunden erscheint. Bei Einstellung des Mikroskops auf die Oberfläche des Embryo glaube ich alsdann deutlich nur kleine, rundliche, helle Bläschen mit dunklerem, unregelmässig amöboid gestaltetem Kern zu sehen (Fig. 14). Diese Elemente berühren sich hin und wieder direct, sind jedoch meist durch feine Krümchen, Spuren von Zwischensubstanz getrennt, welche sie auch überdeckt. Mit der Dialyse der Dotterballen ist auch die selbst bei geringen Vergrösserungen leicht zu constatirende Thatsache in Zusammenhang zu bringen, dass der gesammte Eiinhalt, beziehungsweise der Embryo von der Zeit an, wo er zuerst sich wurmförmig streckt, immer transparenter wird. Bei Embryonen, welche sich noch im Stadium des in Fig. 13 illustrirten hufeisenförmig gekrümmten Cylinders befinden und an denen die ersten Spuren wurmförmiger Bewegungen auftreten, bemerke ich im Innern noch grössere Furchungskugeln, aussen, im Bereiche des animalen Blattes hingegen ungleich kleinere trübe Elemente, deren äussere oder Dotterschichten sehr reducirt und von einander undeutlich abgegrenzt, wie zusammengeflossen scheinen (Fig. 13 *A*). Ich erblicke in diesen Beobachtungen eine fernere Bestätigung der älteren, von mir adoptirten Ansicht, dass das

Digitized by Google

Keimbläschen die primäre thierische Eizelle darstelle[1]. Aus den Descendenten derselben dürfte sich in letzter Instanz der Embryo aufbauen, nachdem der zu Furchungskugeln parcellirte Dotter allmälig als Ernährungsmaterial aufgesaugt wurde.

## Nachschrift.

Die Veröffentlichung der vorstehenden Beobachtungen hat sich sehr bedeutend verzögert. Es waren nämlich dieselben ursprünglich dazu bestimmt, der bereits in den Anmerkungen citirten, seit lange unter der Presse befindlichen grösseren Arbeit über das Ei einverleibt zu werden. Später aber erwies sich dies als nicht gut thunlich, da die Zahl der vom Herrn Verleger bewilligten Tafeln zu dieser Arbeit bereits überschritten war. — Unterdessen hat Bütschli[2] einen besonderen, sehr lesenswerthen Aufsatz über die ersten Vorgänge im Nematodenei veröffentlicht, den ich nicht umhin kann noch nachträglich zu besprechen.

Zunächst sei der negative Umstand hervorgehoben, dass Bütschli in seinem neueren Aufsatze mit keinem Worte der amöboiden Beweglichkeit des Keimbläschens, der dasselbe deplacirenden beiden »Kerne«, sowie der Furchungskerne gedenkt. Hieraus dürfte hervorgehen, dass er seinen früheren bezüglichen Andeutungen über diesen Gegenstand keine weitere Bedeutung beimisst oder ihnen wenigstens keine nähere Beachtung erwiesen hat. Dies ist um so mehr zu bedauern, als eine Reihe schöner und neuer Beobachtungen unseres Verfassers sich aufs Vorzüglichste durch die amöboide Beweglichkeit der genannten Gebilde des Eies erklären lässt.

Mehr oder weniger häufig beobachtete Bütschli das Eintreten des Keimbläschens in die äusserste Schicht des Dotters. In oder auf derselben soll sich nun die Keimbläschenmaterie ausbreiten. Die ersten Spuren der beiden neuen Kerne sollen sich aus an der Oberfläche des Dotters angesammeltem Protoplasma formiren. Hieraus schliesst Bütschli weiter, dass die neuen Kerne sich wohl aus der früheren Keimbläschenmaterie bilden, »die entweder als vollkommen vermischt mit dem Protoplasma der Dotteroberfläche, oder doch als eine ununterscheidbare Auf-

1) Andeutungen in diesem Sinne habe ich bereits in einer vorläufigen Mittheilung für die Insecten gemacht (Bull. de l'Acad. Imp. d. Sciences de St. Pétersbourg. T. XXI. p. 21—24). Ein Versuch, auf der Zellennatur des Keimbläschens eine Theorie des thierischen Eies eingehender, als es bisher geschehen, zu begründen, ist in der bereits oben angekündigten, demnächst erscheinenden Schrift enthalten.

2) Bütschli, O., Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen, betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875. p. 201—213.

Digitized by Google

oder Einlagerung desselben betrachtet werden muss«. Diese Schilderung bezieht sich besonders auf Cephalobus, während bei Tylenchus beobachtet wurde, dass das Keimbläschen an die Dotteroberfläche trat, worauf anscheinend aus derselben ein Richtungsbläschen hervorgeschoben wurde; schliesslich schien die helle Masse des Keimbläschens bei dieser Art nach kurzer Zeit wieder in den Dotter zurückzusinken. Auch in Bezug auf den Ort der Entstehung der beiden neuen Kerne ist Verfasser geneigt generische Unterschiede anzuerkennen, ebenso in Bezug auf die grössere oder geringere Regelmässigkeit in dem Gegeneinanderrücken der Kerne. Vergleicht man alle diese Angaben mit den oben von mir mitgetheilten eigenen, so dürfte man finden, dass die muthmasslichen generischen Eigenthümlichkeiten sich sämmtlich bei Ascaris nigrovenosa beobachten und wohl auf blosse Variationen zurückführen lassen dürften. (Ich nehme hierbei, wenigstens einstweilen, die Bildung des Richtungsbläschens aus, da ich ein solches bisher kein einziges Mal gesehen habe.)

Die von Auerbach so betonte, angebliche Drehung der sich berührenden beiden Kerne, weist Bütschli, ebenso wie auch ich es thue, zurück und erklärt sie durch einfaches Uebereinanderschieben der beiden Kerne bis zur gegenseitigen Deckung. Und in der That ist der Eindruck auf den Beschauer offenbar der nämliche, ob sich zwei Bläschen zusammen unter einem rechten Winkel drehen, oder ob sie nach ihrem Zusammentreffen in der Längsachse des Eies mehr oder weniger aneinander vorbeigleiten. Diese gewiss zutreffende Deutung der Auerbach'-schen Drehung fällt im Wesentlichen mit der von mir oben gegebenen zusammen.

Seine frühere Vermuthung in Betreff eines blossen Aneinanderschmiegens der beiden Kerne nach ihrer Begegnung nimmt Bütschli nunmehr zurück, indem er, wie wir zugeben müssen, mit vollem Recht nur ein wirkliches Verschmelzen gelten lässt.

Bütschli ist der Ansicht, dass die ungemein lebhaften amöboiden Bewegungen des Dotters natürlich ausreichenden Aufschluss über die Wanderung der Kerne geben. Nach dem oben Mitgetheilten kann ich dieser Ansicht nicht ganz beipflichten. Dass die Bewegungen des Dotters, so zu sagen das Durcheinandermischen seiner Substanztheile, die beiden Bläschen nicht blos verschieben kann, sondern sogar muss, dürfte auf der Hand liegen; doch lässt sich ihr regelmässiges Aneinanderrücken hierdurch allein nicht erklären. Es müssen noch andere bedingende Momente mit in Betracht kommen, woher ich denn an der Annahme festhalte, dass die Kerne durch contractile Protoplasmafäden verbunden sein dürften.

Digitized by Google

Bei Rhabditis dolichura sah Bütschli einmal statt zweier sich drei neue Kerne, und bei Cucullanus elegans sogar (ob häufig?) bis fünf solcher Kerne bilden. Dieselben verschmelzen allmälig und successive zu einem einzigen. Hieraus schliesst Bütschli, wie auch ich es oben gethan, dass die Bildung gerade zweier neuer Kerne nicht von principieller Bedeutung ist. Er lässt die Kerne stets an der Oberfläche des Dotters entstehen und ignorirt vollkommen ihr gelegentliches Auftauchen aus der Tiefe ebenso, wie auch ihre amöboiden Eigenschaften.

Folgender Passus in Bütschli's Aufsatz verdient noch unsere besondere Beachtung: »Als ich vor drei Jahren zum ersten Mal bei Rhabditis dolichura die Vorgänge während der Theilung der ersten Furchungskugel studirte, glaubte ich an dem Kern eine einfache Längsstreckung mit darauf folgender Theilung zu sehen; meine neueren Beobachtungen, wie die von Auerbach, haben jedoch diese Ansicht als unhaltbar erwiesen. Jedenfalls ist während des Theilungsvorganges des Dotters jede deutliche Grenze zwischen dem ehemaligen Kern und dem Dotter verschwunden, wenn ich es auch bis jetzt keineswegs für ganz sicher ausgemacht halten kann, dass die Kernmaterie sich wirklich in das umgebende Protoplasma mischt, ebenso wie ich nach gewissen Anzeichen bis jetzt noch vermuthen muss, dass auch die Materie des ursprünglichen Keimbläschens bei seinem Verschwinden keine völlige Vermischung mit dem Protoplasma des Dotters erfährt. Jedenfalls aber stimme ich jetzt vollständig mit Auerbach überein in Bezug auf die Neubildung der Kerne der ferneren Furchungskugeln«. Die thatsächlichen Beobachtungen, worauf diese Ansichten basiren, enthält uns Bütschli noch vor. Letztere an sich dürften daher auf den Leser den Eindruck von Concessionen hervorrufen, die der Verfasser Auerbach macht. Legen wir an diese Ansichten den durch meine eigenen Beobachtungen gewonnenen Maassstab, so könnte man leicht dazu verleitet werden, in diesen Concessionen ein Verlassen der früher von Bütschli richtig angedeuteten, wenn auch nicht weiter verfolgten Fährte zu erblicken: ich meine, wie selbstverständlich, die von ihm früher gemuthmasste zum nur scheinbaren Verschwinden führende amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens und seiner Derivate. — So viel scheint mir noch bis dato festzustehen, dass die in dieser Nachschrift besprochenen neueren thatsächlichen Beobachtungen Bütschli's lediglich dazu angethan sind, die oben von mir mitgetheilten Schlussfolgerungen zu stützen. Ich erlaube mir letztere hier in Form von Thesen zu reproduciren:

Digitized by Google

1. Das Keimbläschen des Nematodeneies wird weder aufgelöst noch auf andere Weise zerstört.

2. Die im noch ungetheilten Dotter auftretenden »beiden neuen Kerne« sind, ebenso wie auch die Furchungskerne, Theilstücke, resp. Descendenten des Keimbläschens.

3. Der Schwund des Keimbläschens erklärt sich aus dessen hochgradiger, bis zum Verschwimmen und netzartigen Vertheilung führenden amöboiden Beweglichkeit. Das Auftauchen und Zusammenfliessen zweier (oder gelegentlich auch mehr) neuer Kerne dürfte als eine blosse Concentrirung der amöboid zertheilten Keimbläschensubstanz aufzufassen sein.

St. Petersburg im Herbst 1876.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XX u. XXI.

Fig. 1. Eine noch runde Eianlage, deren Keimbläschen mit welliger Oberfläche. Der Keimfleck verändert amöboid seine Gestalt, desgleichen der sich abwechselnd ausdehnende und concentrirende secundäre Keimfleck.

Fig. 2. Eine bereits birnförmige Eianlage mit kugelrunden, glatten Keimbläschen. Der secundäre Keimfleck ist sehr deutlich, unregelmässig gestaltet und granulirt.

Fig. 3. Verschiedene Zustände eines Keimbläschens, welches im Verlauf von 24 Stunden beobachtet wurde.

*a*, das Keimbläschen ist unsichtbar. *b*, es sind an dem einen Pole zwei unregelmässig gestaltete helle Klümpchen aufgetreten, welche, anscheinend, in der Tiefe durch eine hellere Wolke zusammenhängen. *c*, 5 Minuten später. Statt der beiden Klümpchen nunmehr deutlich eine einzige zusammenhängende Masse, ein einziges amöboides Keimbläschen. *d*, 10 Minuten später. Das Keimbläschen ist mehr wolkenförmig gestaltet. *e*, 10 Minuten später. Die Umrisse des Keimbläschens ändern sich unaufhaltsam amöboid. *f*, eine halbe Stunde später. Das Keimbläschen tritt besonders deutlich als mehr concentrirter amöboider, heller Körper hervor. *g*, eine Viertelstunde später. *h*, nach weiteren 5 Minuten. *i*, 20 Minuten später. Das Keimbläschen legt sich mit einem Ende der Eischale an. *j*, eine gute Stunde später. Um den Dotter geht ein heller, durch eine unregelmässig-zackige Linie scharf begrenzter Saum, welcher hier breiter, dort schmäler ist und mit dem Keimbläschen mittelst einer Substanzbrücke zusammenhängt. *k*, 5 Minuten später. Linker Theil des Keimbläschens zur Kugel abgerundet, mit deutlichem Keimfleck, rechter wolkenförmig. *l*, dreiviertel Stunde später. Das Keimbläschen als amöboider Cumulus; es scheint, als wäre der helle Saum am entgegengesetzten Eipole breiter geworden. *m*, 3 Stunden später. Unter fortwährenden amöboiden Gestaltveränderungen concentrirt sich das Keimbläschen zu einer überaus deut-

Digitized by Google

lichen Kugel mit compactem, rundlich-länglichen Keimfleck. Letzterer ändert eifrig seine Gestalt. Der betreffende Eipol erscheint gegen den übrigen Dotter sehr hell, wenn auch nicht frei von Dotterkörnchen. *n*, 10 Stunden später. Der helle Saum um den Dotter ist verschwunden; statt des Keimbläschens zwei deutliche Kerne. *o*, eine halbe Stunde später. Nur ein einfaches Keimbläschen. *p*, das Keimbläschen eine Viertelstunde später. *q*, dasselbe nach einer weiteren Viertelstunde. Es hat sich in zwei durch einen Isthmus verbundene Massen getheilt. *r*, nach abermals 15 Min. Der Isthmus ist sehr dünn geworden. *s*, dreiviertel Stunde später. Das Keimbläschen ist wieder einfach geworden, erscheint kleiner und gegen das Centrum des Eies gerückt. *t*, eine halbe Stunde später. Das Keimbläschen ist mehr ausgebreitet und ändert fortwährend seine Gestalt und Stellung. *u*, $3^1/_2$ Stunden später. Dasselbe stellt sich als grosser, blasser Fleck dar. *v*, nach einer Stunde. Der Fleck erscheint in der Mitte hell, deutlich umschrieben, an der Peripherie weniger hell und verschwommen. Als das Ei nach Ablauf von drei Stunden wieder gemustert wurde, zeigte sich sein Dotter geschrumpft, im Absterben.

Fig. 4. Die »beiden Bläschen« und ihre Schicksale, an einem Ei im Verlauf von etwas über eine Stunde beobachtet. Der Dotter ändert fortwährend seine Gestalt.

*a*, an den Polen ist je ein helles rundliches Bläschen mit amöboidem Kern sichtbar. *b*, die Bläschen ändern ihre Lage, indem sie sich bald hier, bald dorthin verschieben. *c*, dieselben sind einander sehr nahe gerückt. *d*, in den nächsten 5 Minuten haben sie sich unter gleichzeitigen amöboiden Gestaltveränderungen wieder von einander entfernt. *e*, die Bläschen sind oblong sternförmig und scheinen durch einen schmalen varicösen Streifen verbunden. *f*, die Verbindung der Bläschen zu einem continuirlichen, langen, amöboiden Körper ist vollendet.

Fig. 5. Ein anderes Ei, gleichfalls die Schicksale der beiden Bläschen illustrirend, $2^1/_2$ Stunden lang beobachtet.

*a*, unweit jedes der beiden Eipole ein ganz unregelmässiges, sich stark amöboid bewegendes Bläschen. *b*, die Bläschen sind sehr undeutlich geworden. Es hat den Anschein, als wäre zwischen ihnen noch ein drittes in der Tiefe aufgetaucht. *c*, die Bläschen sind rundlich, mit amöboidem Kern und haben ihre Lage verändert. *d*, sie rücken sichtbar aneinander. Beide sind nur annähernd rund und von ungleicher Grösse. *e*, die Bläschen haben sich innerhalb 10 Minuten beinahe bis zum Contact einander genähert und liegen nunmehr fast in der Längsachse des Eies. Ihre Oberfläche ist mit kurzen Pseudopodien besetzt, wie stachelig. *f*, der Contact ist ein vollständiger. *g*, eine Minute später. Die Bläschen sind zu einem einzigen amöboiden Körper verschmolzen. *h*, noch eine Minute später. *i*, 3 Minuten später. Das Keimbläschen ist biscuitförmig, mit Pseudopodien besetzt. *j*, im Laufe von 5 Minuten hat es eine durchaus irreguläre Gestalt angenommen. *k*, die Biscuitform hat sich im Wesentlichen wieder retablirt. *l*, eine Viertelstunde später, gleich nach der Bildung der Segmentationsfurche.

Fig. 6. Gleich der vorhergehenden Figur, die beiden Bläschen und ihre Schicksale veranschaulichend.

*a*, erster Moment der Beobachtung. Die beiden Bläschen erscheinen in Form rundlich-amöboider, nicht weit von einander in der Gegend des Ei-Aequators gelagerter Körper. Ob sie miteinander communiciren konnte nicht mit Sicherheit bemerkt werden, doch schien es der Fall zu sein. Später trat die Verbindung deutlich hervor. *b*, eine Viertelstunde später. Die Bläschen sind zu einem gedrungen biscuitförmigen Keimbläschen verschmolzen. *c*, das Keimbläschen hat sich

Digitized by Google

etwas gestreckt und gleichzeitig merklich verrückt. *d*, 15 Minuten später als *a*. Dasselbe hat sich unter amöboiden Evolutionen zu einem unregelmässig sternförmigen Körper gestaltet. In den nächsten 5 Minuten ist es ganz undeutlich geworden. *e*, 10 Minuten später als *d*. Das Keimbläschen wieder deutlich als unregelmässige Figur. *f*, nach weiteren 5 Minuten. Es liegt in der Längsachse des Eies und hat eine oblonge Gestalt. An dem einen Ende des Dotters bildet sich eine später wieder verstreichende, kappenartige Abschnürung. *g*, 5 Minuten später. Die Segmentationsfurche ist aufgetreten ohne vorhergegangene Theilung des Keimbläschens. *h*, die Furchungskerne haben sich concentrirt.

Fig. 7. Eine weitere Beobachtungsreihe zur Characteristik der das Keimbläschen ersetzenden Bläschen. Anfangs war keine Spur von einem Keimbläschen oder Kern im Dotter wahrzunehmen.

*a*, unter den Augen des Beobachters erschien peripherisch unweit eines der Pole ein rundliches Bläschen. *b*, das Bläschen verschiebt sich unter gleichzeitigen amöboiden Formveränderungen; es taucht am entgegengesetzten Pole ein anderes gleichfalls amöboid-bewegliches Bläschen auf. Der Dotter führt die ganze Zeit über Contractionen aus. *c*, unweit des Bläschens 1 ist ein drittes (3) aufgetaucht, bald darauf, scheinbar, noch ein viertes (4). Die Bläschen 1 und 3 rücken aneinander und verschmelzen, das Bläschen 4 verschwindet. Die nunmehr übrig gebliebenen beiden Bläschen nähern sich zusehends immer mehr und mehr, wobei besonders das aus der Verschmelzung von 1 und 3 hervorgegangene unter amöboiden Bewegungen vorschreitet. *d*, die beiden Bläschen berühren sich. *e*, dieselben rücken mehr und mehr gegen das Eicentrum vor; es hat sich eine unmittelbar an sie grenzende hellere, wolkenförmige Masse ausgebildet. *f*, diese Masse und die beiden Bläschen verschmelzen zu einer gemeinsamen lichten Wolke. *g*, die Wolke condensirt sich zu einem amöboid-biscuitförmigen Körper. *h*, letzterer wird netzförmig verästelt; die erste Segmentationsfurche beginnt einzuschneiden (Präparat comprimirt). *i*, in den beiden amöboid zertheilten Hälften des Keimbläschens zieht sich je ein helles Centrum zusammen; die Verbindung zwischen den Hälften schwindet; die Centren vergrössern sich allmählich auf Kosten der Pseudopodien. *j*, die Segmentationsfurche schwindet wieder, der Dotter nimmt stets wechselnde, ganz monströse Umrisse an; * gleichsam ein neuer Nucleus. Die Segmentationskerne durch Pseudopodien verbunden (?). *k*, der neue Nucleus über die Peripherie des Dotters hingeflossen; die Furchungskerne individualisiren sich von neuem; die Segmentationsfurche retablirt sich allmählich. *l*, Furche vollkommen retablirt, den Eiinhalt genau halbirend; um die Furchungskugeln hat sich stellenweise ein heller, fast körnchenfreier Saum ausgebildet, der wohl kaum normal ist; im gegebenen Moment ist der eine Furchungskern amöboid zertheilt, der andere rundlich. (Später zog sich der obere zur unregelmässigen amöboiden Biscuitform aus und zerfiel darauf, ebenso wie auch der unterdessen unregelmässig sternförmig gewordene andere Furchungskern in eine Summe zerstreuter zerfetzt-sternförmiger Klümpchen. Gleichzeitig schrumpften die Furchungskugeln.)

Fig. 8. Zur weiteren Characteristik der beiden Bläschen und des Furchungsprocesses.

*a*, Zwei von einander weit abstehende amöboid sich bewegende Bläschen, von denen das eine nur undeutlich sichtbar, das andere mit leicht wahrnehmbarem amöboidem Kern. *b*, eine wohl nur oberflächliche Segmentationsfurche ist aufgetreten. *c*, die Furche ist verstrichen; es hat sich eine neue an einer andern Stelle ausgebildet; der Dotter lässt diverse wieder verstreichende Einschnürungen



Digitized by Google

auftreten. *d*, wieder keine tiefere Fuche, beide Bläschen kugelrund. *e*, eine halbe Stunde später. Die beiden ersten Furchungskugeln sind fertig; beide von gleicher Grösse; die Furchungskerne haben eine durchaus unregelmässig zerfetzte Form und bewegen sich sehr stark amöboid.

Fig. 9. Ein weiteres Beispiel zur Erläuterung des Furchungsprocesses.

*a*, das Keimbläschen erscheint als kaum wahrnehmbare, langgestreckte, wolkige Masse. *b*, es verdichtet sich zu einem unregelmässig S-förmigen Körper. Sehr rasch bildet sich eine Segmentationsfurche, verstreicht dann wieder und erscheint von neuem. *c*, die Dotterfurche, definitiv gebildet, theilt den Eiinhalt in zwei ungleiche Ballen; die Furchungskerne concentriren sich; die Concentrirung des einen beginnt deutlich von dem der Segmentationsfurche zugewandten Ende. *d*, *e*, *f*, die Furchungskerne temporär rund, dann wieder mehr zerflossen oder höckerig, mit Pseudopodien bedeckt, welche zeitweilig dem Dotter eine radiäre Streifung verleihen; die Gestaltveränderung geht unaufhaltsam vor sich, wobei sich auch die Kerne bald hier bald dorthin verschieben. *g*, der Eiinhalt auf dem Wege der Viertheilung; die Furchungskerne konnten im gegebenen Moment nicht mit Deutlichkeit wahrgenommen werden; etwas später traten sie wieder, wenn auch undeutlich verschwommen hervor. *h*, die Viertheilung ist vollendet; die Furchungskerne in steter Formwandelung, bald bis zur Unkenntlichkeit verschwimmend, bald sich concentrirend.

Fig. 10. Furchungsstadien der Zwei- und Viertheilung.

*a*, beide ersten Furchungskugeln beginnen sich in die Länge zu ziehen; der Kern der einen ist durchaus unregelmässig-biscuitförmig, allerwärts mit Pseudopodien besetzt; der Kern der anderen unsichtbar. *b*, auch der Kern der zweiten Furchungskugel wird wieder sichtbar. *c*, *d*, die secundäre Segmentationsfurche schneidet in die eine Dotterkugel ein; in der zweiten ist der Kern wieder unsichtbar geworden. *e*, die Theilung in vier Kugeln ist eben vollendet; in zweien der Kugeln sind die Kerne undeutlich.

Fig. 11. Ein Ei wohl mit 16 Furchungskugeln. Die Kerne in vielen derselben auf den ersten Blick nicht zu sehen, weil nicht rund, sondern amöboid zerflossen.

Fig. 12. Weiter vorgeschrittenes Furchungsstadium. Im betreffenden Präparat waren die Kerne nur in wenigen Kugeln gleich auf den ersten Blick als rundliche Flecken zu sehen.

Fig. 13. Embryo einfach hufeisenförmig zusammengeklappt. *A*, die histologischen Elemente der oberflächlichen Schicht stark vergrössert.

Fig. 14. Die histologischen Elemente der oberflächlichen (Haut- Muskel-)Schicht eines bereits mehrfach gewundenen Embryo.

---

Digitized by Google

## Protocolle der Sitzungen der Section für Zoologie und vergleichende Anatomie der V. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte in Warschau im September 1876.

Mitgetheilt von Professor **Hoyer.**

Professor WAGNER machte folgende Mittheilungen über seine Reise zum Weissen Meer und legte eine bedeutende Anzahl von Zeichnungen vor, welche verschiedene Typen wirbelloser Thiere aus der Bucht des Sotowieckischen Klosters umfassten. — Unter den zahlreichen Vertretern der dortigen Fauna verdienen eine besondere Beachtung zahlreiche Typen interessanter Schwämme, grosse Actinien; fünf Formen von Medusen, von denen vier den nördlichen Meeren angehören; ferner verschiedene Formen von Ctenophoren; Lucernaria quadricornis, welche zahlreich auf Laminarien vorkommt, und eine besondere Form von Lucernarien, welche auf Seetangen in der Nähe der Ufer lebt. — Demnächst machte er aufmerksam auf mehrere Formen von Seesternen, Seeigeln und Holothurien, von denen eine in Ueberfluss vorkommende Synapta und eine neue Form von Cucumaria, welche A. O. KOWALEWSKY zu Ehren von G. JARZYNSKY Cucumaria Kowalewskyi genannt worden ist, ein sehr zugängliches Material für anatomisch-physiologische Untersuchungen bieten. — Weiterhin macht er aufmerksam auf eine Menge verschiedener Formen von Ascidien, von denen Chelyosoma vorzugsweise der Beobachtung der Zoologen empfohlen wird, ferner auf Clio borealis, welche für Untersuchungen sehr empfehlenswerth erscheint und im Weissen Meere in grossen Massen vorkommt. — Weiterhin wurden vorgelegt Abbildungen interessanter Typen von Würmern aus dem Weissen Meer, von denen Herr WAGNER an 60 Formen in der Sotowieckischen Bucht aufgefunden hat. — Schliesslich machte er aufmerksam auf die bedeutende Mannigfaltigkeit der nördlichen Amphipoden und auf einige Typen von Isopoden und Decapoden aus dem Weissen Meer.



Digitized by Google

Auf Grund des von ihm beobachteten reichen Materiales niederer Thiere hält es Prof. WAGNER für zweckdienlich, eine zoologische Station am Weissen Meere einzurichten und stellte bei der zoologischen Section dahin abzielende Anträge.

Professor GANIN machte Mittheilungen über die Resultate seiner die postembryonale Entwicklung der Insecten betreffenden Untersuchungen. — Dieselben waren angestellt an: Anthomyia, Formica, Myrmica, Lithocolletis, Chrysomela und Tenebrio. — Es wurde von ihm die Bildung der Körperwandungen des Kopfes, des Thorax mit Extremitäten, des Abdomens und des Darmcanales untersucht. Bei Anthomyia stehen drei Paar Imaginalscheiben in Verbindung mit den Nerven, die vier übrigen Paare mit den Tracheen. — Die Kopf- und Thoracalscheiben sind nicht nur von Bedeutung für die Bildung des Ectoderms, sondern auch für die des Mesoderms an Kopf und Thorax. — Die erste Entwicklungsphase manifestirt sich als Verdickung der peritonealen Hülle der Tracheen und des Neurilems und besteht aus verschmolzenen Zellen. — Im Innern der Scheibe differenzirt sich eine provisorische Höhlung, welche von doppelten Wänden eingeschlossen ist. — Die innere Wand differenzirt sich in das dickere äussere Blatt (Ectoderm) und das innere (Mesoderm). Aus dem Ectoderm entwickelt sich das Epithelium für die Bedeckung des Kopfes, des Thorax, der Extremitäten, der Theca, der Sehnen, der Cutis; aus dem Mesoderm gehen hervor die Muskulatur, die Nerven und das Suspensorium der Tracheen. — Der grössere Theil der äusseren Wand der Scheibe hat nur eine provisorische Bedeutung. — Durch Bildung ringförmiger Furchen oder Falten an der inneren Wand der Scheibe werden die Segmente der künftigen Extremitäten differenzirt. An der Bildung der Gewebselemente der künftigen Imago betheiligen sich weder die Producte des Gewebszerfalls, noch auch die Zellen des Fettkörpers, oder auch nur die Bestandtheile der letzteren (der Kern oder das Kernkörperchen). — Die Zerfallsproducte der Larvengewebe spielen nur eine passive Rolle als Ernährungsmaterial. Auch bilden sich aus diesen Zerfallsproducten nicht die Körnchenkugeln (WEISMANN's), welche bei der Bildung der Gewebe der Imago eine vermittelnde Rolle spielen sollen. — Grosse Massen von Zerfallsproducten der Larvengewebe kommen in allen Höhlungen des sich bildenden Insectes auch noch dann vor, wenn bereits deutliche Anlagen der Organe und Gewebe der Imago zum Vorschein kommen. — In einer gewissen Periode des Larvenlebens und des Zustandes als Imago kommt in dem Kern der mit einer deutlichen Membran und reticulärer Structur versehenen Fettzelle ein einzelnes, centrales, solides Kernkörperchen vor; das letztere schwindet ohne sich vermehrt zu haben. Das tracheale

Digitized by Google

System der Füsse und Flügel bildet sich nicht aus den Anlagen der Gewebe der Imaginalscheiben, sondern entwickelt sich aus der unmittelbaren Verlängerung des Trachealstammes. — Die Zellen des Mesoderms im Brusttheile, welche durch Verlängerung der allgemeinen Anlage des Mesoderms in der Imaginalscheibe entstehen, bilden nach der Vereinigung dieser Theile zur Thoracalwand die Anlagen aller Muskeln, welche in der Thoracalhöhle vorhanden sind. — Aus den Zellen des Mesoderms, welche in der Höhlung der Imaginalscheibe eingeschlossen sind, entstehen die Muskeln, die Nerven, das Trachealsuspensorium in den Extremitäten. — Alle hauptsächlichen Sehnen der Extremitätenmuskeln entwickeln sich in Form von Einstülpungen des Ectoderms, wobei im Innern der röhrenförmig sich verlängernden Einstülpungen Chitin sich abscheidet. Ein Theil des zelligen Materials verbleibt auch bei der erwachsenen Imago zurück und zwar in Form eines dünnen mit Kernen versehenen Häufchens, welches die äussere Oberfläche der Sehne überzieht. — Die Vereinigung der Kopfscheiben zur Kopfblase erfolgt vor allem in dem Theile derselben, in welchem die Anlage des Rüssels entsteht. — Die dünne äussere Wand der Scheiben zerreisst auch hier und hat also nur eine provisorische Bedeutung. — Die Bauchwandungen bei der Imago der Musciden werden ganz neu gebildet, indessen betheiligen sich daran die Zellen des Larvenectoderms. Die vier Paare der seitlichen Verdickungen der Bauchwand haben eine Bedeutung bei der Bildung des Mesoderms, aus welchem die Bauchmuskeln der Imago sich entwickeln. — Die Oeffnungen der Tracheen an der Bauchwand und die Querstämme derselben werden als Einstülpungen des Ectoderms neu gebildet. — Zur inneren Oberfläche der thoracalen Imaginalscheibe bei der Ameise, welche aus einer Verdickung des Ectoderms der äusseren Hülle hervorgeht, treten ein Nerven- und ein Trachealstamm, aus deren äusserer Umhüllung sich das Mesoderm der Imaginalscheibe entwickelt. — In der hinteren Hälfte der Scheibe entsteht eine Vertiefung, an der vorderen Hälfte derselben aber ein Höcker, in welchen die Anlage des Mesoderms eindringt. Dieser Höcker stellt die Anlage für die Extremität dar, während die Vertiefung sich zu einem Säckchen differenzirt, welches die sich entwickelnde Extremität von aussen einhüllt und nur eine provisorische Bedeutung hat. — Die fünf Segmente an dem Fusse des Schmetterlings haben keine morphologische Beziehung zu den Segmenten des Fusses bei der erwachsenen Imago. Das Muskelsystem im Larvenfusse zerfällt vollständig. Der Nerven- und Trachealstamm, welche in der Höhlung des Fusses bei der Larve verlaufen, verschwinden vollkommen in Folge des starken Wachsthums der peritonealen Hülle des Neurilems, aus welchem das Mesoderm her-

Digitized by Google

vorgeht. — Das Mesoderm der Extremität spielt auch hier dieselbe Rolle bei der Neubildung des Fusses der Imago wie bei den Musciden und Ameisen. — Die drei Theile des Darmcanales bei der Imago, und zwar der Vorder-, Mittel-, und Hinterdarm entstehen durch Neubildung, obschon das Material für ihre Entwicklung von den entsprechenden drei Theilen der Larve geliefert wird. Eine Histolyse im Sinne Weismann's existirt nicht. Die Anlage für die Neubildung des Mitteldarmes der Imago muss man noch bei der Larve aufsuchen, welche aufgehört hat Nahrung zu sich zu nehmen. Dabei hellen sich einige sehr sparsame weit auseinander gelegene Zellen im Epithel des Mitteldarmes bei der Larve auf, nehmen eine runde Form an, beginnen sich durch Theilung zu vermehren und bilden so einen Haufen von 10—20 embryonalen Zellen, welche in allen Beziehungen sich scharf abheben von den Zellen des alten Epithels. — Durch die Contractionen der Muskeln des Mitteldarmes wird das Epithel des Mitteldarmes abgelöst; an der Oberfläche desselben scheidet sich eine Cyste ab, welche bis zum Ausschlüpfen der Imago sich erhält. — Die vier blinden Fortsätze des Mitteldarms verkürzen sich, atrophiren, schwinden spurlos und bilden sich nicht wieder bei der Imago. — Infolge weiterer Vermehrung der Zellen wächst der Zellhaufen des neuen Epithels, die Zellen treten miteinander in Contact, bilden zunächst eine Art von reticulärem Epithel, welches sich fortschreitend differenzirt. — Die Muskeln, Tracheen und Nerven des Mitteldarmes unterliegen einem vollständigen Zerfall, dafür wird bald nach Bildung der Puppe eine neue Schicht des Mesoderms gebildet, aus welchen die Elemente der äusseren Hüllen des Mitteldarms der Imago durch Neubildung hervorgehen. — Der schmale Streifen des Epithels an der Grenze zwischen äusserer und mittlerer Wand des Proventriculus liefert in Folge der Vermehrung seiner Zellen das Material für die Neubildung des Epithels im ganzen Vorderdarm der Imago. Ein gleicher Epithelstreifen in der Höhe der Malpighi'schen Gefässe bei der Larve liefert ebenso das Material für die Neubildung des Epithels im ganzen Hinterdarm. Das alte Epithel, die Muskeln, Tracheen und die Nerven im Vorder- und Hinterdarm zerfallen vollständig. — Alle Bestandtheile des Rüssels sind Neubildungen. — Die Mundöffnung und die Oeffnung des Speichelcanales liegen ursprünglich nahe aneinander an der Spitze des Rüssels; ihre bei der Imago untersuchte Lage wird bedingt durch das Wachsthum der Anlagen der einzelnen Bestandtheile des Rüssels während der postembryonalen Entwicklung. — Bei Ameisen und Myrmica vereinigt sich der blinde Hinterdarm mit dem Mitteldarm vor der Verpuppung in zwei Absätzen; zuerst erfolgt die Ausstossung des encystirten Inhalts des Mitteldarmes (der veränderte Ueberrest des Nah-

Digitized by Google

rungsdotters) und darauf wird die weisse verfettete wurstförmige Masse mit einer grossen Anzahl kernhaltiger Epithelzellen des Mitteldarmes der Larve ausgestossen. — Histolytische Processe kommen dabei nicht vor; das neue Epithel bildet sich unmittelbar aus den Zellen des alten.

Bei den Schmetterlingen werden die characteristischen Drüsenzellen des Mitteldarmes ausgestossen. Im Hohlraum des Mitteldarmes entsteht durch ihre Zusammenhäufung ein länglicher, darmartiger, freiliegender Körper, an dessen Oberfläche sich keine Cyste bildet. — Die übrigen (resorbirenden) Zellen des Epithels bleiben zurück und bedingen durch ihre Vermehrung die Neubildung des Epithels. — Der Vorder- und Hinterdarm der Ameise und des Schmetterlings entstehen ebenfalls durch Neubildung. — Bei Tenebrio ist in der Puppenperiode das alte Epithelium in der Höhlung des Mitteldarmes in einer Cyste eingeschlossen.

Die Metamorphose ist in der Periode der postembryonalen Entwickelung bei den Insecten von folgenden Processen begleitet: Uebergang der Larventheile ohne Veränderung oder mit unbedeutenden Veränderungen (so z. B. die Umwandlungsprocesse bei der Entwickelung des centralen Nervensystems und des Herzens); Neubildung unter verschiedenen Formen je nach der Natur des Organes (Umwandlung der Imaginalscheiben, Bildung der Augen, des Darmcanals, der Geschlechtsorgane etc.); ferner Zerfallsprocesse. — Die Imaginalscheiben sind den Larvenextremitäten der Lepidopteren und Coleopteren homologe Bildungen.

Die Gliederung der Extremitäten während ihrer Entwickelung ist bei den Musciden und Ameisen eine provisorische. — Die provisorische Blase der Imaginalscheibe bei den Musciden ist homolog den offenen Säckchen bei der Ameise, der Hautfalte bei Corethra u. A. Bei Insecten, welche mit Imaginalscheiben versehen sind, entwickeln sich die Thoracalfüsse und ihre Anlagen auch nicht während der embryonalen Entwickelung. — Die weitere Untersuchung der embryonalen Entwickelung entscheidet die Frage: ob bei Insecten, welche mit vollkommener Metamorphose sich entwickeln, das Entoderm secundär oder tertiär ist. — Der Vorder- und Hinterdarm bilden sich augenscheinlich zum zweiten Male.

W. N. Uljanin machte Mittheilungen über seine Untersuchungen am Polygordius, welcher in der Bucht von Sewastopol vorkommt. — Nachdem U. darauf hingewiesen hatte, dass im Schwarzen Meere zwei Formen von Polygordius vorkommen, von denen die eine, P. purpureus aus der Nordsee von Schneider beschrieben wurde, während die andere ihr ähnliche Form, P. flavocapitatus dagegen bisher noch nicht beschrieben worden ist, lieferte er eine Beschreibung der Organisation der letzteren Form,

Digitized by Google

welche von ihm am genauesten untersucht worden ist. — Die Resultate dieser Untersuchungen lassen sich in Folgendem zusammenfassen.

Die Körperhülle besteht aus kleinen, mit grossem rundem Kerne versehenen Zellen, zwischen denen eine grosse Anzahl einzelliger, schleimabsondernder Drüsen eingelagert ist. Die Dicke dieser Hülle ist am bedeutendsten an der Bauchfläche und an den Seiten des Thieres, also an den Stellen, wo die Segmentalorgane sich nach aussen öffnen und wo sich die schief verlaufenden Muskelbündel anheften, welche das in der Mitte gelegene Hauptfach der Körperhöhle von den beiden unteren und seitlichen, kleineren Fächern scheiden. — Unter der Körperhülle liegt unmittelbar die Muskelschicht, welche ausschliesslich aus längsverlaufenden Muskeln besteht. Diese subcutane Muskulatur zerfällt entsprechend der Gliederung der Körperhöhle in drei Fächer ebenfalls in drei Bündel, welche in der Längsachse des Körpers verlaufen und zwar in das von allen breiteste Rückenbündel — und in zwei kleinere Bündel, welche die Wandungen der beiden unteren und seitlichen Fächer auskleiden.

An allen Körpersegmenten, mit Ausnahme des vorderen Mundsegmentes, kann man ausserdem Muskelbündel unterscheiden, welche einerseits sich an der Bauchwandung, anderseits an die erwähnten Stellen der seitlichen Hautschicht anheften. — Diese Bündel liegen dicht an einander und bilden zwei gitterförmige Scheidewände, welche sich der Körperachse entlang hinziehen und eben die Scheidung der Körperhöhle in die erwähnten Fächer bedingen. — In dem Mundsegmente kommen solche schräge Muskelscheidewände nicht vor; dafür enthält dasselbe eine grosse Anzahl von unregelmässig angeordneten Muskelbündeln, durch welche folgende Theile in Bewegung gesetzt werden: der Kopflappen, welcher das Centralnervensystem und das Empfindungsorgan einschliesst, ferner die im Mundsegmente eingeschlossene Speiseröhre und die mit derselben in Verbindung stehende muskulöse Vorrichtung, welche zur Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung dient.

Das Nervensystem besteht aus dem Kopfganglion, welches die Kopfplatte fast vollständig ausfüllt und unmittelbar unter der Hautschicht gelegen ist, und aus zwei aus demselben entspringenden Nervenstämmen, welche durch die ganze Länge des Körpers verlaufen und in die Hautschicht eingelagert sind. — Beide Stämme verlaufen ganz unabhängig von einander. — Den Sinnesorganen sind zuzuzählen zwei Augenpuncte, und zwei unbewegliche Otolithen, welche unmittelbar auf dem Kopfganglion liegen (bei Polygordius purpureus sind weder Augenpuncte noch Otolithen vorhanden); ferner gehören hierher die Flimmergruben, welche an der Grenze des Kopflappens vorkommen,

Digitized by Google

sowie auch wahrscheinlich die unbeweglichen Härchen, welche vorzugsweise an den Fühlern und an beiden Enden des Körpers vorkommen.

Die Verdauungsorgane bestehen aus der Speiseröhre, welche im zweiten Segmente (das Mundsegment mit gerechnet) zum Darmcanal sich erweitert. — Das letztere ist mit Einschnürungen versehen, die den Grenzen der Segmente entsprechen, und setzt sich direct ohne Veränderungen bis zum hinteren Körperende fort, wo die Afteröffnung zwischen zwei pinselförmigen Anhängen gelagert ist. Diese Anhänge dienen dem Thiere zur Befestigung an fremde Gegenstände. Die aus einer sehr stark ausdehnbaren länglichen Spalte bestehende Mundöffnung befindet sich an der Bauchseite des Mundsegmentes. — In der sackförmigen Ausbuchtung der hinteren Wand der Speiseröhre und unmittelbar hinter der Mundöffnung, befindet sich ein besonderer muskulöser Apparat, welcher die Gestalt einer Retorte zeigt, und an dessen verengertem Ende (welches also dem Halse der Retorte entspricht) sich ein pistillförmiges Endstück befindet, welches an die Wand der Speiseröhre anstösst. — Letztere ist mit einem schwachen, gleichfalls chitinösen gezähnelten Ueberzug versehen. Dieser bei beiden von U. untersuchten Arten vorkommende Apparat dient augenscheinlich zur Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung, welche ausschliesslich aus pflanzlichen Organismen besteht. — Sowohl der Speisecanal als auch der Darmcanal zeigen eine starke Flimmerbewegung an ihrer ganzen inneren Oberfläche. In der Darmwandung lassen sich longitudinale und circuläre Muskelfasern unterscheiden.

Das Kreislaufsystem besteht aus dem Rückengefäss, welches an einer Stelle erweitert ist und pulsirt, aus dem Bauchgefäss, welches in dem Mundsegmente sich gabelt, und aus einem ziemlich complicirten Apparate, welcher an der Grenze zwischen Kopflappen und Mundsegment gelegen ist und Gefässe in den Kopflappen und Fühler abgiebt. — Die Gefässwandungen sind structurlos, mit Ausnahme des pulsirenden Stückes am Rückengefässe, an welchem sowohl longitudinale und circuläre Muskelfasern, als auch die die innere Oberfläche bekleidenden Zellen unterschieden werden können.

Sowohl das Rücken- als auch das Bauchgefäss sind in einem Mesenterium eingelagert, welches den Darm an die Rücken- und Bauchwand anheftet. — Beide Gefässe sind durch quere Verbindungszweige mit einander vereinigt, deren Zahl und Richtung übrigens nicht sicher festgestellt werden konnte.

Die Segmentalorgane finden sich in allen Segmenten mit Ausnahme des Mundsegmentes. — Sie bestehen aus einer schlingenförmig gebogenen Röhre, in welcher U. keine Flimmerbewegung wahrnehmen konnte,

Digitized by Google

und aus einer zelligen, dicken, wahrscheinlich drüsigen Schicht, welche diese Röhre von aussen einhüllt. — Die Einmündungsöffnungen dieser Organe in die Körperhöhle konnten nicht aufgefunden werden; U. ist daher geneigt anzunehmen, dass die Segmentalorgane an ihrem inneren Abschnitte blind endigen.

Die ganze Körperhöhle ist vollständig ausgefüllt mit Bindegewebe, welches alle oben erwähnten Organe netzförmig einhüllt. — Um den Darmcanal herum bildet dieses Gewebe eine festere Hülle, welche auch in das, das Rücken- und Bauchgefäss einschliessende Mesenterium übergeht.

Die untersuchten Formen von Polygordius waren Hermaphroditen. Die weiblichen Geschlechtsorgane befinden sich in sämmtlichen Körpersegmenten, während die männlichen nur in den hinteren, nämlich den zehnten bis dreizehnten Segmenten enthalten sind. Die weiblichen Organe liegen seitlich vom Bauchmesenterium und stellen sich dar in Form von unregelmässigen mit Bindegewebe überzogenen Lappen, von denen jeder mehrere, sich entwickelnde Eier enthält. — Die Eier fallen bei der Reife in die Körperhöhle, wo sie sich frei von einem Segment zum anderen bewegen. — Die männlichen Organe bestehen aus einer Ansammlung von Zellen, in denen die Spermatozoen sich entwickeln; dieselben liegen in der Nähe der Ausführungsgänge der Segmentalorgane. — Die Form der Spermatozoen ist ebenso wie bei Saccocirrus eine fadenförmige. — Die Eier treten durch eine besondere an der Bauchseite des letzteren Körpersegmentes befindliche Oeffnung nach aussen. Nachdem das Ei gelegt ist, macht es eine totale Furchung durch. — Zum Schluss machte U. darauf aufmerksam, dass auf Grund des über die Organisation des Polygordius Angeführten derselbe in die gleiche Reihe zu stellen sei mit den Chaetopoden, von welchen er nur durch die Abwesenheit von Borsten wesentlich unterschieden sei. — Vor allen Chaetopoden kommt ihm der von Bobretzky beschriebene Saccocirrus nahe. — Mit den Rundwürmern, welchen Schneider denselben beizuzählen für angemessen hält, hat er entschieden nichts gemein.

A. O. Grimm machte Mittheilung über die Resultate seiner im Sommer dieses Jahres vorgenommenen Untersuchungen des Kaspischen Meeres. — Nachdem er eine kurze Uebersicht über den Gang seiner Untersuchungen gegeben hatte, lieferte er eine nähere Beschreibung mehrerer vorzugsweise interessanter Thiere, und machte auf die Aehnlichkeit der Fauna des Kaspischen Meeres mit der des nördlichen Oceans aufmerksam, was zwar bereits auch schon früher von ihm ausgesprochen worden ist, aber durch die neueren Untersuchungen noch sicherer festgestellt wird.

Digitized by Google

O. J. Radoszkowsky referirte über seine Methode der Bestimmung der Species von Bombus. — Er findet, dass die bisherige Methode der Unterscheidung der Species auf Grund ausschliesslich plastischer Merkmale keine positiven Resultate ergiebt. — Zuverlässiger erscheint die Methode der Speciesunterscheidung, welche auf die Untersuchung der palpi labiales basirt. — Misst man die Länge des 1. und 2. Gliedes der palpi labiales, so giebt das Verhältniss der Maasse des 2. Gliedes zu denen des 1. eine Zahl, welche für jede Species eine andere ist. — Bestimmt man die Breite des Individuums mit ausgebreiteten Flügeln und die Länge des 1. und 2. Gliedes der palpi labiales, so ergiebt das Verhältniss der letzteren Länge zu der Breite des Individuums eine Zahl, welche gleichfalls für jede Species verschieden ist. — Diese beiden Verhältnisszahlen reichen bei der Beschreibung des Insectes vollständig aus für die zweifellose Determination des Insectes. — Bei Feststellung dieser Thatsache macht sich folgende Gesetzmässigkeit bemerkbar. — Die Länge des Flügels ist im Allgemeinen bei Apiden $2\frac{1}{2}$, bei Sphegiden 3, bei Scoliden $3\frac{1}{2}$, bei Tenthredo 4 mal länger als der Abstand der Flügeldeckel. Die Ausnahmen von dieser Regel sind sehr spärlich.

Eine briefliche vorläufige Mittheilung von G. Zograf über Triaenophorus nodulosus lautete im Wesentlichen folgendermassen: »Meine Untersuchungen waren im Laufe 1875—76 in dem mit der Zoologischen Sammlung der Moskauer Universität verbundenen Laboratorium ausgeführt; dabei haben Dubletten aus der sehr reichen helminthologischen Sammlung des Professor von Siebold mir die Gelegenheit gegeben, Thatsachen festzustellen, welche es gestatteten, einzelne Eigenthümlichkeiten im Baue von Triaenophorus mit anderen Bothriocephaliden zu vergleichen. — Die hauptsächlichsten Resultate meiner Untersuchungen lassen sich in folgende Puncte zusammenfassen:

1) Der Bau des Kopfes von Triaenophorus zeigt folgende Eigenthümlichkeiten: Er unterscheidet sich von den durch Nitsche[1]) im Jahre 1873 für den Kopf der Taeniaden festgestellten Typen so bedeutend, dass für denselben ebenso wie auch für die Bothriocephaliden überhaupt ein besonderer Typus zu statuiren ist. Die an den Kopf herantretenden longitudinalen Muskeln des Halses theilen sich in vier Bündel, welche an die hervorragenden Ränder der Sauggruben und etwas niedriger als wie die Haken sich ansetzen.

Die circulären Muskeln im Halse haben die für Cestoden typische Form. — Am Gipfel des Kopfes in dem viereckigen Rostellum erscheinen sie als compactes Band, welches nach der Mitte des Kopfes zu zunächst in zwei und weiterhin in vier Bündel zerfällt, welche in Form

1) Diese Zeitschrift Bd. XXIII, 1873, p. 181.

eines Rhombus angeordnet sind; diese Bündel dienen zur Contraction der Sauggruben. — Die im Halse und den Segmenten schwach entwickelten Quermuskeln sind am Kopfe sehr stark und dienen zur Einziehung der Basis der Sauggruben. — Trotz des ziemlich complicirten Baues des Kopfes entsprechen dennoch alle seine Muskeln vollständig den longitudinalen, circulären und Quermuskeln der Proglotiden, und unterscheiden sich von letzteren nur quantitativ aber nicht qualitativ.

Die von mir untersuchten Köpfe von Bothriocephalus punctatus, proboscideus, ditremus, rugosus und infundibuliformis stimmen vollkommen mit diesem Typus überein und unterscheiden sich von demselben nur in Einzelheiten.

2) Verfolgt man die fadenförmigen Gebilde, welche überall die secretorischen Canäle begleiten und welche von SCHIEFFERDECKER bei Taenia als Nervensystem beschrieben worden sind[1]), so bemerkt man an Längs- und Querschnitten des Köpfchens, dass dieselben Gebilde in letzterem sich verbreitern und in einem hohen dünnen Bande sich vereinigen. — Eine ähnliche Vereinigung dieser Gebilde ist noch deutlicher wahrnehmbar bei Bothriocephalus proboscideus.

3) Die noch bis in die letztere Zeit streitige Zahl der Oeffnungen an den Geschlechtsorganen von Triaenophorus nodulosus entspricht ganz der bei der Gattung Bothriocephalus — es sind nämlich ihrer drei: zwei seitliche (Cirrhus und Vagina) und eine mittlere, welche bereits 1869 von KESSLER[2]) erwähnt worden ist (Uterus). Durch die an Schnitten sehr deutlich wahrnehmbare Uterusöffnung treten die Eier heraus. Einen abnormen Austritt derselben durch Bildung von Einrissen in den umgebenden Geweben, wie dies bis in die letztere Zeit von vielen Autoren beschrieben worden ist, hat Z. nicht bemerkt. — Anderseits öffnet sich der zwiebelförmige Uterus in einen langen geschlängelten Eileiter, welcher mit seinem entgegengesetzten Ende in die Verlängerung der Vagina übergeht. — In dieselbe Verlängerung der Vagina öffnen sich die Ausführungscanäle des Eierstockes und der Eiweissdrüsen.

Eine Schalendrüse kommt nicht vor. — Die Eier erhalten eine härtere Schale in den Eileitern selbst, was besonders deutlich zu erkennen ist an jungen Organen. — Die Fortsetzung der Vagina biegt in einiger Entfernung von der Einmündungsstelle der Ausführungsgänge der Eiweissdrüsen und des Eierstockes unter letzterem im rechten Winkel

1) Jenaische Zeitschrift. 8. Band. Neue Folge. 1874.

2) Матеріалы для познанія Онежскаго озера и Обонежскаго края-Труды I съѣзда 1869 г. (Materialien zur Kenntniss des Onega-Sees. Mittheilungen der ersten russ. Naturforscherversammlung. 1869.

Digitized by Google

um, wendet sich plötzlich vom Körperrande fort und erweitert sich in den bläschenförmigen Samenbehälter, welcher von VAN BENEDEN[1]) als »poche spermatozoidicale« beschrieben und als ein Bestandtheil der männlichen Geschlechtsorgane aufgefasst worden ist. Vom Samenbehälter geht nach aussen ab die eigentliche Vagina in Form einer kurzen schmalen Röhre, welche zusammen mit dem Cirrhus sich seitlich öffnet.

4) Im Halse bemerkt man kugelförmige Ansammlungen von Zellen im inneren Körperparenchym. In einiger Entfernung vom Halse ziehen sich diese Ansammlungen an dem dem Kopfe zugewandten Ende in die Länge. Der verlängerte Theil sondert sich vermittelst einer flachen Einschnürung von dem anderen, dem hinteren Körperende zugekehrten Theile, welcher eine runde Form annimmt. — Auf diese Weise entstehen aus dem verlängerten Theile der Vagina die Anlagen des Cirrhus, aus dem runden dagegen das Ovarium. — Sobald diese Anlagen eine höhere Entwickelungsstufe erreicht haben und der Cirrhus sich soweit verlängert hat, dass er die secretorischen Canäle erreicht hat, bemerkt man an der dem Kopfe zugewandten Seite derselben, in der Mitte des Körpers neue Anhäufungen von Zellen — nämlich die Anlagen des Uterus. — Von diesen Anlagen beginnen bald Canäle abzugehen, welche sich gegen die Ovarien wenden — das sind die künftigen Eileiter. — Dieselben vereinigen sich später mit der Vagina und den Ausführungsgängen der Eierstöcke; gleichzeitig mit dem ersten Auftreten des Uterus bemerkt man in der ganzen Masse des inneren Körperparenchyms in grosser Menge bläschenförmige Anhäufungen von Zellen — die Anlagen des Testikel.

Am spätesten bilden sich die Eiweissdrüsen, welche ebenso wie bei Bothriocephalus im äusseren Parenchym gelegen sind — sowie auch die Oeffnung des Uterus. — Die Oeffnung des Uterus bildet sich durch gleichzeitige Einstülpung der Cuticula in das äussere Parenchym und durch das Entgegenwachsen der Verlängerung der äusseren Uteruswandung gegen diese Einstülpung.

5) Die Cuticula von Triaenophorus ist mit Zotten bekleidet, insbesondere am Kopfe; dieses zottige Aussehen entsteht dadurch, dass die äusserste ihrer drei Schichten mit regelmässigen, stäbchenförmigen Auswüchsen bedeckt ist. Bei Bothriocephalus ist die Cuticula mit Härchen bedeckt; am Kopfe auf der Grenze zwischen Rostellum und dem übrigen Kopfe, an dem Orte, welcher unmittelbar der Anheftungsstelle der Haken entspricht, erscheinen diese Härchen bei Triaenophorus und anderen Taeniaden besonders regelmässig und borstenförmig. — Die subcuticu-

1) VAN BENEDEN, Les vers cestoïdes, Bruxelles. 1858. Extrait du XXV tome des memoires de l'academie royale des sciences.

Digitized by Google

lare Schicht (Matrix) besteht aus langen Zellen mit deutlichen Kernen. — Einige derselben erscheinen sackförmig und erinnern an die Zellen der von SALENSKY[1]) bei Amphiline beschriebenen Drüsenschicht, andere sind spindelförmig und stimmen ganz mit den Zellen der Matrix überein, welche von SCHIEFFERDECKER[2]) bei Taenia beschrieben worden sind.

Professor N. P. WAGNER sprach sich in einem Vortrage über faunistische Forschungen und über die dabei einzuhaltenden Untersuchungsmethoden aus, denen derselbe noch verschiedene allgemeine Betrachtungen hinzufügte.

Professor W. W. SALENSKY machte Mittheilung über die Anlage der Organe bei den Salpen im Keimstocke und über die weitere Entwickelung dieser Organe; dieselben bilden die Fortsetzung der unlängst von ihm publicirten Mittheilungen über die Entwickelung der Salpen. (Diese Zeitschr. Bd. XXVII. Hft. 2.) — Die in der Literatur in dieser Beziehung vorhandenen Data bieten mehrere sehr wesentliche Widersprüche dar. Lässt man die früheren Untersucher (ESCHRICHT, KROHN, HUXLEY, LEUCKART), welche die histologische Entwickelung wenig beachtet haben, ausser Acht, so unterscheiden sich auch die Resultate der späteren Untersuchungen noch sehr wesentlich von einander. — Nach den Beobachtungen von KOWALEWSKY finden sich in dem Keimstocke der vereinzelten Salpen die Anlagen für alle Organe des künftigen Körpers der ganzen Salpenkette, und ausserdem entstammen fast alle diese Anlagen entsprechenden Organen des mütterlichen Körpers. KOWALEWSKY unterscheidet im Keimstocke der Salpen: 1) die Körperdecke (die Fortsetzung des Ectoderms), 2) als Fortsetzung des Entoderms den Darmcanal, 3) zwei abgeplattete Röhrchen, 4) ein Häufchen von Zellen, welches die Anlage des Eierstockes darstellt oder die Eiröhre und 5) die Nervenröhre. — Nach den Untersuchungen von TODARO[3]) besteht der Keimstock der Salpen ursprünglich aus einer Verlängerung des mütterlichen Ecto- und Entoderms, zwischen welchen weiterhin ein Häufchen von Zellen sich ablagert, die sogenannte mittlere Schicht, welche aus den Zellen der Elaeoblasten hervorgeht. Bei der Bildung der Knospen betheiligt sich nur die mittlere Schicht; das Ento- und Ectoderm schwinden. — Nach BROOKS[4]) endlich bildet sich der Keimstock ursprünglich aus der Ausstülpung des Entoderms, in welche ein Sinus des Blutgefässsystems eindringt. Zu diesen zwei Bestandtheilen gesellt sich weiterhin 1) die pericardiale

1) Diese Zeitschrift Bd. XXIV, 1874.

2) Jenaische Zeitschrift l. c.

3) TODARO, Sopra lo Sviluppo e l'anatomie dellé Salpe. Roma 1875.

4) WM. K. BROOKS, the development of Salpa. Bulletin of the Museum of compar. Zoölogy at Havard College Cambridge. Vol. III (1876), Nr. 14, p. 291.

Digitized by Google

Röhre, welche den Sinus in zwei Abtheilungen theilt und 2) zwei Häufchen protoplasmatischer Masse, welche die Anlagen der zwei Ovarien darstellen.

Die Untersuchungen SALENSKY's sind an den Keimstöcken von Salpa africana, S. democratica und S. pinnata angestellt. Die Resultate derselben lassen sich in Folgendem zusammenfassen.

Der Keimstock junger, noch in dem mütterlichen Körper eingeschlossener Salpen besteht: 1) aus einer Verlängerung des mütterlichen Ectoderms, 2) aus einer Verlängerung der Wand der Kiemenhöhle in der Athemröhre, 3) aus zwei pericardialen Röhren, welche die unmittelbare Fortsetzung bilden des Pericardiums und zwischen der Athemröhre und dem Entoderm liegen, 4) aus zwei, eine Verlängerung der entsprechenden mütterlichen Gefässe bildenden Gefässsinus, 5) aus einem Zellenhaufen, welcher der mittleren Schicht von TODARO und der Ovarialröhre KOWALEWSKY's entspricht. — Die letzteren zwei Theile liegen einander gegenüber und markiren die beiden entgegengesetzten Pole am Körper der künftigen Salpe; der erstere den hinteren, der letztere den vorderen Pol.

Die alsbald am Keimstocke sich manifestirenden Veränderungen bestehen in folgenden Processen: 1) In einer Vermehrung der Zellen der pericardialen Röhren, welche zu einer Bildung eines Zellenhaufens zu beiden Seiten führt; letzterer kann als Mesodermschicht bezeichnet werden, 2) in der Differenzirung des hinteren Zellenhaufens (der Ovarialhöhle KOWALEWSKY's), in welchem sich eine peripherische Zellschicht von einer centralen Masse sondert. Die erstere dient als Anlage für den Athemsack und den Darmcanal der künftigen Salpe. — Die centrale Masse wird zur Bildung des Ovariums verwendet; da aus dem erwähnten Zellhaufen die Athemhöhle und der Darmcanal hervorgeht, so kann man diesen Theil des Keimstockes als Entoderm bezeichnen. Die Bildung der Athemhöhle beginnt damit, dass ihre Anlage, nämlich die peripherische Schicht des Entoderms, die Form einer der Längsachse des Keimstockes parallel gerichteten Rinne annimmt; die Ränder dieser Rinne nähern sich weiterhin einander und die ganze peripherische Schicht wird hiermit zu einer Röhre, welche die Anlage der Athemhöhle repräsentirt.

Gleichzeitig mit den soeben erwähnten Veränderungen im Entoderm kommen an der Oberfläche des Keimstockes Furchen zum Vorschein, welche die Grenzen der künftigen Salpen markiren. Jede dieser Furchen bildet nicht einen vollständigen Ring, sondern zwei Halbringe, welche so gestellt sind, dass die freien Enden des einen hinter denen des anderen liegen. — Zwei solche Halbringe begrenzen gemeinschaftlich ein

Digitized by Google

einzelnes Glied der Kette, welches aus zwei Individuen besteht, die nicht in einer horizontalen Ebene gelegen sind.

Die äusseren Furchentheile, sich nach innen vertiefend, trennen die Anlagen innerer Organe in eine entsprechende Anzahl von Abtheilungen, von denen jede die Anlage eines Organes einer gesonderten Salpe bildet. — Diese Theilung schreitet allmälig fort und tritt zunächst an Nervenröhren auf, welche in eine gewisse Anzahl von Blasen (die Anlagen der Ganglien) zerfallen, welche sich mit fortschreitender Entwickelung seitlich verschieben. — Derselbe Process tritt alsbald auch am hinteren Ende der Kette auf, wobei die Anlage der Athemhöhle oder der Athemblase zu Stande kommt. In der Anlage des Ovariums sind zu dieser Zeit nur zwei oder drei grosse Zellen bemerkbar, von denen nur eine sich vollständig entwickelt und sich zum Ei ausbildet. — Der Rest der Zellen dieser Anlage schwindet zum Theil, zum Theil lagert er sich an der Peripherie der grossen Zellen ab und wird zur Wand des Eileiters.

Parallel mit diesen inneren Veränderungen in den Nervenröhren und dem Entoderm bemerkt man auch äussere Veränderungen, welche darin bestehen, dass jede Anlage der Salpe bedeutend in die Länge und Breite wächst. — Infolge dessen entfernen sich die anfangs nahe an einander liegenden und die Hälften des röhrenförmigen Keimstockes bildenden Anlagen nach den Seiten hin von einander. — In jeder solchen Anlage ist das hintere und vordere Ende des Körpers am meisten verdickt, welche bei der äusseren Betrachtung des Embryos in Form von Höckern sich darstellen. Diese sind unter einander vermittelst eines verengerten Theiles (der mittleren Theile der Anlage) verbunden. Die Anwesenheit solcher Höcker hat den früheren Forschern (Eschricht, Leuckart) Anlass gegeben zu der Annahme, dass der Körper jeder Salpe aus zwei Knospen entstehe, und zwar der vorderen und hinteren (Kegelknospen, Kernknospen — Eschricht).

In dem Maasse als die vorderen Enden der Anlagen sich von einander entfernen, schiebt sich der Blutgefässsinus mit dem in ihm eingeschlossenen Athemrohre allmälig nach aussen zwischen die Anlagen der einzelnen Salpen und bildet so das bekannte, früher schon beschriebene »Stammrohr«, welches die gesonderten Hälften der Kette mit einander verbindet.

Die weiteren Veränderungen in den Anlagen der Salpen bestehen in der definitiven Entwickelung ihrer Organe. Diese stimmt vollständig überein mit den von mir bei der embryonalen Entwickelung der Salpen beschriebenen Vorgängen. — Das Ectoderm wandelt sich vollständig in den sogenannten Mantel um. — Aus demselben gehen auch

Digitized by Google

die Fortsätze hervor, welche die einzelnen Individuen der Colonie mit einander verbinden. — Aus dem Mesoderm bilden sich die Muskeln und das Herz in der bei der embryologischen Entwickelung beschriebenen Weise. — Aus dem Entoderm oder der Athemblase entwickelt sich der Darmcanal in Form einer Ausstülpung dieser Blase, und die Bauchfalten. — Die Nervenblase öffnet sich gleichfalls in die Athemhöhle, wobei die Flimmerhöhle gebildet wird.

Fasst man alles oben Angeführte zusammen, so gelangt man zu folgenden Schlüssen:

1) In dem ganz jungen Keimstocke der vereinzelten Salpen kann man bereits die gesonderten Anlagen der Organe der künftigen Salpenkette unterscheiden.

2) Die Anlagen der Organe im Keimstocke theilen sich in drei Gruppen, welche den drei embryonalen Blättern anderer Thiere und zwar dem Ectoderm, Mesoderm und Entoderm homolog sind.

3) Die Organe der jungen Salpen bilden sich nicht, wie Kowalewsky annimmt, aus entsprechenden Organen des Mutterthieres, sondern die Blätter des Keimstockes gehen aus den Producten der embryonalen Blätter des mütterlichen Organismus hervor. Das Ectoderm des Keimstockes bildet sich nämlich aus dem Ectoderm oder dem äusseren Keimblatt des Mutterthieres; das Mesoderm des Keimstockes aus den pericardialen Röhren d. h. den Producten des mütterlichen Mesoderms; das Entoderm endlich entsteht aus dem Elaeoblast (wie dies Todaro nachgewiesen hat), also aus einem Product des mütterlichen Entoderms.

Dr. Schnabl machte einige entomologische Mittheilungen.

Dr. W. O. Mayzel theilte einige neue Beobachtungen mit zur Vervollständigung seiner früheren vorläufigen Mittheilungen (im Centralblatt f. d. medic. Wissensch. No. 50. 1875) über den Theilungsprocess der Zellenkerne. — Es ist ihm nämlich gelungen, die einzelnen Stadien jenes Theilungsvorganges auch im frischen Zustande im Hornhautepithel des Frosches zu beobachten; ausserdem hat M. diesen Vorgang (ausser im Epithel der Hornhaut vom Frosch, Kaninchen und Katze) auch noch an anderen Stellen wahrgenommen und zwar im Epithel der Hornhaut beim Triton, Eidechse, Sperling, Eule, in der transplantirten Epidermis des Menschen; etwas Aehnliches auch in den Zellen des Knochenmarkes bei Meerschweinchen, und endlich in den Zellen des Endothels der Froschhornhaut, wo diese Erscheinungen besonders deutlich zu erkennen sind. Bei Prüfung der Untersuchungen von Bütschli an den Stammmutterzellen, bei Periplaneta orientalis und Blatta germanica, welche er in Eiweiss und 0,1% Chromsäure untersuchte, fand M. in denselben Bilder, welche den an den obenerwähnten Stellen wahrgenom-



Digitized by Google

menen höchst ähnlich waren. — Die Anschauungen, zu welchen M. in Bezug auf den Theilungsprocess der Kerne gelangt ist, stimmen im Wesentlichen mit denen von Strasburger, Bütschli und E. van Beneden überein.

A. M. Slósarski machte Mittheilungen über die Resultate seiner fortgesetzten Sammlungen der Mollusken Polens.

Von G. W. Schmankjewitsch waren folgende zwei Abhandlungen eingesandt worden, welche wir hier in der vom Verfasser selbst besorgten Uebersetzung wiedergeben:

1) Ueber den Zusammenhang der Salzseeform Diselmis Dunalii Dujard. (Monas Dunalii Joly) mit den Süsswasser-Monaden.

Die rothen Salzsee-Monaden (Diselmis Dunalii Dujard.) sind genetisch mit den farblosen Süsswasser-Monaden der Gattung Anisonema durch solche grüngefärbte Formen verbunden, welche ihrem Baue und ihrem Entwicklungstypus nach der Familie der Protococcaceae angehören. — Bei ihrer Verbreitung in den Salzpfützen und Salzseen wird Anisonema sulcata Dujard. durch das umgebende Element in der Entwicklung zurückgehalten, nimmt die Form von jungen Anisonema acinus Dujard. an und erinnert weiter bei grösserem Salzgehalte des Wassers sehr an die junge Heteromita ovata Duj., an Heteromita granulum Duj. u. s. w. Auf diesem Wege des zurückgehaltenen Wachsthumes unterliegt die farblose Monade bei weiterer Erhöhung des Salzgehaltes des Wassers einer ganzen Reihe von Veränderungen, nimmt die grüne Farbe an, und stellt solche protococcusartige Formen dar, welche sowohl in dem Stadium als grüne Kugeln, als auch in ihren Stadien als grüne bewegliche Formenun d ihrer Entwicklung nach zuerst der Art Chlorococcum, hernach aber der Art Chlamidococcus zugetheilt werden möchten.

Bei noch weiterer Erhöhung des Salzgehaltes des Wassers im See nehmen die letzten Generationen der protococcusartigen Formen eine wirkliche ruhende Form an: der grüne Inhalt trennt sich von den Wänden der Kugeln und bildet sich in einen körnigen rothbraunen, nicht sehr grossen Klumpen um, der nur aus wenigen Körnern besteht. Dieser körnige Klumpen kann wieder aus jedem Korne eine zuerst unbewegliche, hernach aber sich bewegende grüne Form (Macrogonidia) geben, namentlich bei Verminderung des Salzgehaltes des Wassers, oder er giebt farblose, ausserordentlich kleine, nach und nach aus dem zitternden Klumpen austretende Embryonen (Microgonidia), namentlich bei der Erhöhung des Salzgehaltes des Wassers. Diese kleinen farblosen Körnchen, deren Geisseln zu sehen mir nicht gelang, wachsen bei Verminderung des Salzgehaltes des Wassers wieder jede zu einer protococcusartigen Form heran, im entgegengesetzten Falle rühren sie sich, sammeln

Digitized by Google

sich zu Haufen und zerfliessen in kleine farblose Amoeben, welche sich in farblose Monaden von geringer Grösse verwandeln, die der Grösse und dem Baue nach der jungen Anisonema und theilweise der Heteromita granulum ähneln. Diese Monade hat die Form einer Kugel mit einer Abplattung, von welcher zwei Geisseln ausgehen, von denen die eine (schwingende) nach vorn gerichtet ist, während die andere (schleifende) nach hinten hängt. Je grösser der Salzgehalt des Wassers ist, desto kleiner werden diese Monaden in ihren aufeinanderfolgenden Generationen, wobei sich auch ihre Form zu einer verlängerten verändert. Jede dieser Monaden nimmt nach einiger Zeit einen amoebenartigen Zustand an, welcher bei nicht hinreichend abgestufter Vergrösserung des Salzgehaltes des Wassers in den vollkommenen Ruhezustand, in Form einer farblosen Kugel, übergeht; bei langsamerer Veränderung des umgebenden Elementes aber löst sich die feinkörnige Masse einer solchen Amoebe auf, wird glänzender, stärker lichtbrechend, verdichtet sich gleichsam, zeigt die Form eines zerflossenen Klümpchens oder einer unbeweglichen Platte von unregelmässiger Form, und nimmt nach und nach, schneller unter hinreichendem Einflusse des Lichtes, die grüne Farbe an. Ein solcher grüner Klumpen wird nach und nach zu einer grünen Monade, aber von anderer Form als wie die Arten von Anisonema. Die so hervorgegangene grüne Monade hat zwei gleiche und gleichartig wirkende Geisseln. Diese Monaden sind den grünen Formen Diselmis Dujard. aufs äusserste ähnlich und bilden wahrscheinlich die grünen Salzseeformen dieser Gattung, wobei sich bei grösserem Salzgehalte des Wassers Monaden von geringerer Grösse und mehr verlängerter Form bilden, ähnlich der Diselmis angusta Duj. Diese kleinen grünen Monaden verwandeln sich bei weiterer Erhöhung der Concentration des Salzwassers in einem grossen See in Klumpen von anfangs grüner, später aber durchsichtiger oder schmutzig gelber Farbe und zerfliessen dann weiter in grosse amoebenartige Klumpen, welche grosse rothe Monaden (Diselmis Dunalii) geben. Hierbei nehmen diese Klumpen nach und nach eine orange-gelbe und blass-orange Farbe an, während sie die rothe Farbe schon im Zustande der Monade erhalten, oder wenigstens beim Beginn des Selbstabsatzes des Salzes im Salzsee, wo die Monaden selbst noch nicht intensiv gefärbt erscheinen und häufig nur eine grünlich-gelbe Färbung zeigen. — Die rothen Monaden verwandeln sich bei vollkommener Entwicklung nach einer gewissen Zeitdauer des beweglichen Stadiums in Kugeln von regelmässiger oder nicht ganz regelmässiger Form, ziehen die Geisseln ein und werden farblos, wobei die äussere Schicht der Kugel dicht und dick bleibt, in der kleinen Höhle aber befindet sich ein dichter Klumpen, welchen man für den



Digitized by Google

früheren Kern (Nucleus) ansehen kann. Bei längerer Einwirkung einer concentrirten Salzlösung zeigen diese Kugeln die Neigung zu zerfliessen oder in kleine Stücke zu zerfallen (»les oeufs« nach JOLY). Noch vor der Entwicklung der rothen Monaden aus den grünen verwischt sich nach und nach das farblose oder besser gesagt bodoartige (von Bodo grandis Ehrb.) Süsswasserstadium, es verkürzt sich dasselbe, und bei der Erscheinung der rothen Monaden, welche ihren eigenen Entwickelungskreis haben, existiren nur mehr Spuren dieses Stadiums.

Jede Veränderung bei den von mir beobachteten Organismen erfolgt auch bei unbeträchtlicher Veränderung des umgebenden Elementes, verlangt aber dafür mehr Zeit. Veränderungen der Temperatur ersetzen in hohem Grade oder auch ganz die Veränderung des Salzgehaltes des Wassers.

2) Ueber Artemia Milhausenii M. Edw. aus dem Sakkischen Salzsee.

Bei der Untersuchung der Artemia Milhausenii aus demjenigen Salzsee in der Krim (zwischen Eupatoria und Simpheropol), aus welchem FISCHER VON WALDH., RATHKE und S. FISCHER diese Form erhalten und beschrieben haben, zeigte es sich, dass die Artemia Milhausenii aus dem Sakkischen Salzsee eine, ihrem umgebenden Elemente entsprechende veränderte Form der Artemia salina M. Edw. darstellt, indem ich die erstere Form bei der Zucht mehrerer Generationen der Artemia salina in Salzwasser von stufenweise erhöhter Concentration erhielt. Da im Frühjahre dieses Jahres das Wasser des Sakkischen Salzsees in Folge des starken Schneefalls des verlaufenen Winters sehr verdünnt war, so erfolgte auch beim Selbstabsatze des Salzes im See nicht bei allen Exemplaren der Artemia salina die Abänderung und Degradation zur typischen Form der Artemia Milhausenii, vielmehr habe ich noch viele Exemplare in der Uebergangsform angetroffen. Nur bei sehr stufenweiser Verstärkung der Concentration des Salzwassers haben die folgenden Generationen der Artemia salina in allen ihren Exemplaren die Form der Artemia Milhausenii, wie ich dieses im Verlaufe einiger Jahre im Kujalnitzky-Salzsee bei Odessa beobachtet habe. Bei beständig bedeutender oder wenig veränderter Concentration des Salzwassers kann diese Form ganze Reihen von Generationen mit den Kennzeichen der Artemia Milhausenii geben, ganz wie eine selbständige Art. — Bei der Vergleichung muss man im Auge behalten, dass bei den Diagnosen von MILNE EDWARDS (Hist. nat. des crust. t. III) die unteren Antennen der Männchen der Artemia salina und die unteren Antennen der Weibchen der Artemia Milhausenii, von welch letzterer damals die Männchen noch nicht bekannt waren (v. SIEBOLD, Beiträge zur Parth. der Arthrop. 1871. p. 209), beschrieben wurden. Für diese in beiden

Digitized by Google

Diagnosen gebrauchten gleichen Benennungen (cornes céphaliques) unterliess M. Edwards die unumgänglich nothwendige Erklärung zu geben.

Professor A. S. Famincyn machte Mittheilungen über die blattförmigen Embryonalanlagen im Pflanzenreich. — Dieselben sind in den Protocollen der botanischen Section der Warschauer Naturforscherversammlung specieller wiedergegeben. — Aus Anlass dieses Vortrages entspann sich eine längere Debatte, an welcher Professor Ganin und Professor Salensky Theil nahmen.

Professor D. F. Lambl referirte über seine Beobachtungen an Cercomonas.

Professor A. W. Wrzesniowski machte folgende Mittheilungen: 1) Ueber die Anatomie der Amphipoden. — Die Circulation bei den Amphipoden ist bisher wenig untersucht worden. Bei Synurella polonica reicht das Herz von dem hinteren Rande des Cephalothorax bis zum 6. Brustsegment, wo dasselbe in die hintere Aorta übergeht und von der letzteren durch eine Klappe getrennt ist. In jedem der ersten 6 Brustsegmente wird das Herz mittelst dreieckiger Muskeln an der Körperwand befestigt; in den 3 ersten Brustsegmenten kommen drei venöse Spalten vor. Im Thoracaltheile geht das Herz in die vordere Aorta über, welche drei Aeste abgiebt, und zwar zu den oberen und unteren Tastern und zum Auge. Am unteren Ende der Speiseröhre angelangt öffnet sich die Aorta in die Körperhöhle. — Die hintere Aorta verläuft dem Darmcanal anliegend an diesem entlang, und endigt am hintern Körperende mit zwei seitlichen und einer mittleren Oeffnung in die Körperhöhle; erstere liegen zu beiden Seiten der sogenannten Harndrüse, letztere am Ende des Gefässes. — Ausser den Aorten bemerkt man Gefässe auch in den Tastern; und zwar in jedem je zwei Gefässe, welche sich am Ende des Tasters schlingenförmig verzweigen. Das eine derselben spielt die Rolle einer Arterie, das andere die einer Vene. Alle diese Gefässräume sind von einer zarten Membran begrenzt, welche auf dem Längsschnitt spindelförmige Verdickungen erkennen lässt. In der Körperhöhle strömt das Blut aus der vorderen Aorta in der Richtung nach hinten; das der hinteren Aorta nach vorn. Nur den ersteren dieser Ströme kann man bis zum zweiten Periopoden verfolgen, den hinteren dagegen bis zum dritten. — Von diesen Hauptströmen aus bewegt sich das Blut in die Epimeren, und aus diesen in den entsprechenden Fuss und Kieme. — Die Höhlung in jedem Fusse wird durch eine zarte Membran in eine vordere und hintere Kammer geschieden; beide Räume stehen mit einander in Verbindung vermittelst einer rundlichen Oeffnung in der Scheidewand am unteren

Digitized by Google

Ende des Gliedes; der eine dieser Räume repräsentirt die venöse, der andere die arterielle Höhlung. — Das venöse Blut sammelt sich oberhalb der hinteren Aorta und indem es sich nach vorn zu bewegt, gelangt es in den Hohlraum zwischen Herz und Rücken des Thieres. Im Cephalothorax bewegt sich das venöse Blut zu jenem Hohlraum über dem Herzen auf zwei Wegen. Das venöse Blut dringt schliesslich während der Diastole durch entsprechende Spalten in das Innere des Herzens ein.

Ferner ist durch W. der unmittelbare Uebergang der Fortsätze von Ganglienzellen in den bei Synurella polonica entlang der sogenannten Calceola verlaufenden Nerven verfolgt worden. Desgleichen wurden auch die letzten Verzweigungen dieses Nerven aufgesucht. Bei Hyale Jelskii endigen diese Nerven in den Borsten am Rande des zweiten Kieferpaares. Die am Ende geschlossenen Borsten sind in einer Reihe angeordnet und enthalten an ihrer Basis die kugelförmige Nervenendigung. — In einer zweiten Reihe stehen an der Spitze offene Borsten mit einer schmalen bandförmigen Nervenendigung; dieselben bilden möglicher Weise das Geschmacksorgan. Bei Callisoma Branickii sitzen an den unteren Tastern zarte Borsten, welche in den entsprechenden Canal der Cuticula tief hineinragen und mit dem Nerven in Verbindung stehen. — Wahrscheinlich haben auch die zarten Borsten am Dactylus der Füsse, welche ebenfalls in Canäle der Cuticula tief sich einsenken, die Bedeutung von Sinnesorganen. Bei C. Branickii bemerkt man im Basalgliede der oberen Taster eine starke gangliöse Verdickung des Nerven, welche zarte Fäden zu den mit zarten Härchen an ihrer Spitze besetzten Borsten abgiebt. — Ihre Uebereinstimmung mit den von Hensen untersuchten Gehörborsten der Decapoden lässt vermuthen, dass dieser Apparat ebenfalls ein Gehörorgan darstellt.

W. hat folgende neue Arten von Amphipoden aufgefunden: Synurella polonica in Gräben mit stehendem Wasser in der Umgebung Warschaus; ferner Hyale Jelskii aus den Quellgewässern der Cordilleren, und endlich Callisoma Branickii aus dem Mittelländischen Meere in der Gegend von Nizza.

2) Ueber Infusorien. — Dendrocometes paradoxus ist bisher nur aus den Untersuchungen von Stein bekannt (Diese Zeitschrift III. Bd. p. 492: Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelungsgeschichte untersucht. 1864. p. 210. Organismus der Infusionsthiere. I. Theil, p. 76). Nach Stein's Meinung bilden die seitlichen Fortsätze dieses Thieres mit den Saugröhrchen der Acineten homologe Gebilde; da indessen die letzten Verzweigungen jener Fortsätze sich weder zu erweitern, noch zu contrahiren vermögen, so

Digitized by Google

könnten sie auch nicht zum Fangen und Aussaugen der Infusorien dienen; dessen ungeachtet versehen jene Fortsätze das Thier mit Nahrung, und daher schliesst Stein, dass man dieselben als Organe betrachten müsse, welche nur flüssige durch die zarte Hülle der Endverzweigungen eindringende Nahrung aufnehmen. Stein's Hypothese ist indessen nicht wohl begründet. Untersucht man nämlich das Ende des Fortsatzes mit Aufmerksamkeit bei etwa 1000facher Vergrösserung, so kann man sich unschwer davon überzeugen, dass diese Aestchen sich bald erweitern und dabei cylindrische Form annehmen, bald dagegen contrahiren und eine conische Gestalt darbieten. In erweiterten Aesten bemerkt man einen schmalen bis zur Basis des Fortsatzes zu verfolgenden Canal. — Von Zeit zu Zeit trifft man auch Individuen, welche im Begriffe stehen Infusorien auszusaugen; letztere werden dabei von den erweiterten Endästen der Fortsätze umfasst, welche mithin wirklich denen der Acineten ähnliche Saugröhrchen darstellen.

Claparède und Lachmann geben an, dass die Fortsätze von Urnula Epistylidis die bemerkenswerthe Erscheinung der den Pseudopodien der Rhizopoden eigenthümlichen Körnchenbewegung zeigen, was dann auch jene Forscher veranlasst hat, dieses Thier eben dieser Classe zuzuzählen. — (Siehe: Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes, I Vol. p. 449, 457; II Vol. p. 207). Die neueren Untersuchungen von Stein (Organismus der Infusionsthiere, II. Theil, p. 105—109) lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, dass Urnula wirklich der Acinetenfamilie angehört; dessen ungeachtet ist es interessant zu wissen, dass in den Fortsätzen jenes Thieres eine Körnchenbewegung keineswegs wahrzunehmen ist. — Bei entsprechender Vergrösserung (1000 und mehr) kann man sich davon überzeugen, dass während der Contraction des Fortsatzes auf der Oberfläche desselben zarte Falten entstehen, welche von Claparède und Lachmann für Körnchen angesehen worden sind.

Bei vielen Infusorien hat man an der contractilen Höhle eine Oeffnung beobachtet, vermöge welcher die Höhle mit dem umgebenden Medium communicirt. Bei Acineta Hyphydri Stein (Podophrya Lichtensteini Clap. u. Lachm.) ist sehr deutlich ein Canal wahrzunehmen, welcher von der contractilen Höhle durch das Parenchym sich hindurchzieht und nach aussen öffnet. Bei derselben Acinete und ebenso bei Epistylis flavicans E. kann man sich leicht davon überzeugen, dass die contractile Höhle sich niemals nach der Systole erweitert und dass das, was man als Diastole bezeichnet, im Grunde nichts anderes ist, als eine neue Höhle, welche durch aus dem Parenchym heraussickernde Flüssig-

Digitized by Google

keitstropfen gebildet wird, was von W. bereits vor mehreren Jahren (Archiv für mikroskopische Anatomie 5. Bd.) nachgewiesen worden ist.

W. hat folgende neue Infusorienformen aufgefunden: Oxytricha Kessleri, Oxytricha baltica, Zoothamnium Cienkowskii in der Ostsee an der Küste von Rügen; Epistylis Steinii an den Kiemen von Gammarus pulex auf Rügen und in Warschau.

Professor M. P. Wagner sprach in einem längeren Vortrag über die fortschreitende Entwicklung des thierischen Lebens.

W. D. Alenitzyn machte folgende Mittheilungen über die Mollusken des Aral-Meeres, von denen er sieben Arten beobachtet hat. Dieselben vertheilen sich in folgenden Zonen des Meeres:

1) Die durch Sturm in Bewegung gesetzte Zone, welche bis zu 10 Klaftern Tiefe reicht, dieselbe zerfällt in:

a. das nicht geschützte, seichte Wasser am Ufersande, mit Steinen und Sand, auf welchen einerseits Dreissena polymorpha und Neritina colorata, und andererseits Dreissena polymorpha und Adacna vitrea vorkommen;

b. das geschützte Uferwasser oder der Bereich der Uferlachen und Buchten, mit grossem Pflanzenreichthum; hier leben: Cardium edule und Paludinella (Hydrobia) stagnalis.

2) Die verhältnissmässig ruhige Zone von 20 Klafter Tiefe an, und die Zwischenzone von 10—20 Klafter. Hier werden angetroffen Corbula (sp.?) und selten Dreissena polymorpha. Ausserdem wurden im Bereiche des Sandes im seichten Uferwasser noch Paludinella (Hydrobia) Spica (Eichw.) gefunden, aber alle Exemplare waren todt, was vermuthen lässt, dass der Ort des Vorkommens lebender Exemplare ein anderer sei.

Zieht man in Betracht die Anpassung an die durch das Medium gegebenen Lebensbedingungen, so gelangt man zu folgenden Resultaten:

1) Die Lamellibranchiaten ohne Byssus leben in der ruhigen Zone, oder auch in der Sturmzone, doch in diesem Falle im Bereiche des geschützten Uferwassers oder auch im Sande wie Adacna.

2) Von den mit Byssus versehenen Lamellibranchiaten finden sich die einen an den der unmittelbaren Brandung ausgesetzten Steinen, gleichzeitig kommen sie, wenn auch selten, in der Tiefe vor.

3) Die in der Brandung lebende Form von Gasteropoden wird durch die bedeutende Grösse der Fussplatte characterisirt. Vermöge dieser kann sie sich an den von ihr bewohnten Steinen festhaften. — Die Schale ist dabei niedrig und bezeichnet man die durch den Fuss gelegte Ebene als Basis, so ist die Länge und Breite der Basis des zu-

Digitized by Google

gehörigen Molluskes grösser als seine Höhe; letztere bietet somit der Brandungswelle eine verhältnissmässig unbedeutende Oberfläche dar (Neritina).

4) Die in den geschützten Theilen der Sturmzone lebende Form von Gasteropoden, nämlich Paludinella stagnalis hat eine bedeutend geringere Fussfläche und eine hohe Schale. — Hydrobia spica (Eichw.) lasse ich wegen der Unbekanntschaft mit den Bedingungen ihres Vorkommens ausser Acht. Was die Geschichte der Fauna anbetrifft, so kann man folgende Thesen aufstellen: Alle Mollusken gehören der aralo-kaspischen Fauna an, und die Arten des Aral-Meeres bilden eines der Elemente der Mollusken des Kaspischen Meeres. Von diesen:

a. repräsentiren: Adacna vitrea, Neritina liturata und Paludinella spica, aralo-kaspische Formen im engeren Sinne, welche wahrscheinlich entstanden sind im Bereiche des aralo-kaspischen Meeres oder des Bassins, aus welchem jenes hervorgegangen ist;
b. Dreissena polymorpha geht über den aralo-kaspischen Bereich hinaus und die Frage nach ihrer Abstammung bedarf näherer Untersuchung;
c. Corbula (sp.) repräsentirt eine ponto-aralo-kaspische Form (oder Art);
d. Cardium edule gehört einer aus Westen abstammenden Form an. — Bezüglich Paludinella stagnalis erlaube ich mir vorläufig nicht eine bestimmte Antwort zu geben.

Man darf überhaupt vermuthen, selbst wenn man auf Paludinella stagnalis keine Rücksicht nimmt, dass die Mollusken des Aral-Meeres in dasselbe aus dem Mittelmeere, dem Schwarzen und Kaspischen Meere gelangt sind, und zwar nach der Sonderung des Kaspischen und Aralmeeres. In letzterem könnten solche Formen leben, welche sich an die verschiedensten Bedingungen anzupassen vermögen, oder solche Formen, welche im Bereiche geringen Druckes leben (von ungefähr sieben Atmosphären im Maximum) einer ziemlich hohen Temperatur und eines verhältnissmässig wenig salzigen Wassers.

Professor K. F. Kessler sprach über die Fische des aral-kaspisch-pontischen Bereichs.

Er hatte die Durchsicht der ichthyologischen Fauna des erwähnten Bereichs vorgenommen, um die entsprechende Arbeit in den Abhandlungen der aralo-kaspischen Expedition, welche gegenwärtig von der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher herausgegeben worden, abdrucken zu lassen.

Der erwähnte Bereich umfasst das Schwarze, Azovsche, Kaspische und Aralmeer mit allen in dieselben sich ergiessenden Flüssen, und nimmt auf diese Weise einen Raum ein, welcher sich von dem 26. bis zu

Digitized by Google

dem 95. Längengrade (von der Insel Ferro gerechnet) und vom 35. bis zu dem 61. Grad nördlicher Breite erstreckt.

Die Zahl aller Arten der bis jetzt daselbst gefundenen Fische erstreckt sich bis auf ungefähr 280 Nummern. Dieselben können in folgende Categorien untergebracht werden:

| | |
|---|---|
| a. von Meerfischen beträgt die Zahl der Arten | 80 |
| b. von Salzwasserfischen | 40 |
| c. in verschiedenen Gewässern lebenden | 20 |
| d. von Wanderfischen | 15 |
| e. von theilweise wandernden | 25 |
| f. von Süsswasserfischen | 100 |

Von diesen 280 Arten gehören dem aralo-kaspisch-pontischen Bereich ungefähr 150 ausschliesslich an; ausserdem finden sich darunter noch 10 Arten, welche in verhältnissmässig noch nicht sehr ferner Zeit aus diesem Bereich in andere mit demselben benachbarte übergegangen sind. — Unter den übrigbleibenden 120 Arten finden sich ungefähr 25 mit weiterer Verbreitung, ungefähr 80 Arten von Meerfischen, welche aus dem Mittelmeere in's Schwarze Meer übergewandert sind, und mindestens 15 Süsswasserfische und Wanderfische, welche aus mehr nördlichen Gegenden in den aral-kaspisch-pontischen Bereich einzudringen vermochten.

Von den 160 Arten, welche die Urbevölkerung des aralo-kaspisch-pontischen Bereiches bilden, gehören ausschliesslich:

| | |
|---|---|
| dem pontischen Bassin | 45 |
| dem kaspischen Bassin | 54 |
| dem Aral-Bassin | 26 |
| dem pontischen und kaspischen Bassin | 25 |
| dem kaspischen und Aral-Bassin | 4 |
| allen dreien gemeinsam | 6 |

Zu den für den aralo-kaspisch-pontischen Bereich am meisten characteristischen Familien gehören die Gobioiden und Acipenseriden. — Von ersteren trifft man in jedem Bereich mindestens 50 Arten, von denen mehr als 40 diesem Bereich ausschliesslich angehören; die dieser Familie angehörige Gattung Benthophilus, welche 6—7 Arten umfasst, findet in keinem anderen Bereiche Vertreter. — Aus der Familie der Acipenseriden hat die Gattung Scaphirhynchus im Syr-Daria und Amu-Daria drei Vertreter, während die vierte Art dieser Gattung S. Raffinesquii im Flusse Missisippi vorkommt, die einzige in dieser Beziehung bisher bekannte Art.

W. K. Taczanowski legte eine Uebersicht der ornithologischen Fauna des östlichen Sibiriens vor, in welcher sämmtliche von allen

Digitized by Google

Reisenden (beginnend von PALLAS) angeführten Arten berücksichtigt worden sind. — Dieselbe umfasst zusammen mit der entsprechenden Fauna der Amur- und Ussurigegend 433 Arten, welche bis jetzt dort aufgefunden worden sind. Zu dieser Fauna sind in letzterer Zeit von Dr. DYBOWSKY ungefähr 80 Arten weiter hinzugefügt worden, darunter gegen 10 in der Wissenschaft neue, die übrigen waren aus China, Japan und Ostindien bekannt.

Professor M. N. BOGDANOFF zeigte Photographien mehrerer menschenähnlicher Affen vor und knüpfte daran einige Bemerkungen. Ferner theilte er die Resultate seiner Untersuchungen mit über die Entstehung der Arten in der Gruppe der Hasen, der Alpenhasen, der Ziesel und des sibirischen Eichhorns.

Professor METSCHNIKOFF hat folgende Mittheilung »Ueber den Kampf um das Dasein zwischen Periplaneta orientalis und Blatta germanica« eingesandt, mit der Bitte über die darin angeregten Fragen ein Urtheil abzugeben. — »Ich habe mich überzeugt, dass die so häufig wiederholte Angabe, wonach in Russland Blatta germanica überall Periplaneta orientalis verdränge, keine ausreichende, wissenschaftliche Begründung habe, sowenig wie die Behauptung, dass beide Arten nirgends friedlich mit einander leben, die eine vielmehr durch die andere verdrängt werde. Bei meiner Reise in Kaukasien (April bis Juni d. J.) habe ich folgende Beobachtung zu machen Gelegenheit gehabt: 1) Beide Arten sind in der Gegend sowohl vor als hinter dem Kaukasus verbreitet. — Eine Ausnahme bildet nur das Hochland, in welchem ausschliesslich B. germanica vorkommt. Davon habe ich mich überzeugt bei meinem zweimaligen Uebergange über den kaukasischen Haupt-Gebirgsrücken und den kleinen Kaukasus. Im Dorfe Semenowka und auf der Station Gudaura der militärisch-grusischen Eisenbahn (beide Puncte liegen ungefähr 7000 Fuss über dem Meere), habe ich nur B. germanica angetroffen und zwar in grossen Mengen. — Die Abwesenheit der anderen Art wurde auch durch die Ortsbewohner bestätigt. 2) In niedriger gelegenen Orten habe ich beide Arten angetroffen, und zwar theils gemeinsam, theils gesondert. — Gemeinsam wurden sie unter anderen angetroffen in Gebäuden, welche vor verhältnissmässig kurzer Zeit erst errichtet worden sind (z. B. auf den Stationen der militärisch-grusischen und der Tiflis-Eriwan'schen Eisenbahn, von denen die erstere zwischen 1857 und 1861 gebaut worden ist), also in viel späterer Zeit, als in welcher die Verbreitung von B. germanica im europäischen Russland und auf dem Kaukasus erfolgt ist.

Untersucht man diese beiden Facta näher, so kommt man zu dem Schluss, dass bei der geographischen Verbreitung beider Arten vor

Digitized by Google

Allem das Klima in Betracht kommt, indem nämlich B. germanica fähiger ist einen strengen Winter zu ertragen als wie sein grösserer Rivale. Dieser Umstand lässt sich auch mit anderen früher schon bekannten Thatsachen in Einklang bringen; so ist bekannt[1]), dass in Norwegen B. germanica sich acclimatisirt hat, P. orientalis dagegen nicht. — Es ist ferner bekannt[2]), dass P. orientalis in dem Olomekischen Gouvernement mehr in den südlicheren Bezirken sich concentrirt. In Rücksicht auf diese Thatsachen erhält der Umstand grosses Gewicht, dass alle am genauesten gekannten Fälle von Verdrängung der Periplaneta durch Blatta an den nördlichen Grenzen unseres Vaterlandes[3]) beobachtet worden sind. — Eine allgemeine Verdrängung der ersteren aus Russland kann schon aus dem Grunde nicht anerkannt werden, weil aus den von mir gesammelten Belegen hervorgeht, dass P. orientalis in der Krim vorkommt (ich besitze Exemplare aus Feodosia), während diese Art nach dem speciellen Zeugnisse von Georgi[4]) daselbst im vorigen Jahrhundert nicht vorgekommen ist.

Mit den angeführten Thatsachen stehen auch die Bemerkungen einiger Autoren über vermeintliche Verdrängung der Blatta durch Periplaneta in Einklang, da diese Bemerkungen sich auf mehr südliche Gegenden[5]) beziehen, wo der hauptsächlichste Widersacher der Periplaneta fehlt, nämlich der strenge Winter. Es wäre indessen voreilig daraus schliessen zu wollen, dass der im Norden »stärkere« Widersacher im Süden schwächer erscheint und durch seinen Concurrenten verdrängt werde. Die Thatsache seines Vorkommens in Ceylon, Nordafrika, Guinea, Martinique oder bei uns in Erivan, also an Orten wo (wenigstens zum Theil) auch Periplaneta vorkommt, widerspricht einer ähnlichen Annahme.

Wegen der Wichtigkeit des klimatischen Einflusses auf die geographische Vertheilung der Arten machte ich Versuche, um den unmittelbaren Einfluss der Temperatur auf dieselben kennen zu lernen. — Dieselben haben gezeigt, dass die an Umfang bedeutendere Periplaneta orientalis länger Kälte aushält als wie Blatta germanica. — Dies lehrt, dass bei der Ertragung des Winters nicht sowohl die unmittelbare Widerstandsfähigkeit gegen Kälte als vielmehr irgend ein anderer

1) Siebke, Enumeratio Insectorum Norwegicorum. Christiania 1874.

2) Kessler, Fauna des Onegasees.

3) Middendorf. Sibirische Reise.

4) Georgi, Geogr., physik. u. naturh. Beschreibung des Russischen Reichs. Th. III, Bd. 7, p. 2051.

5) Brunner (Nouveau système des Blattaires p. 227) sagt: »Il parait qu' originaire d'Asie elle (Periplaneta orientalis) a envahi l'Europe tempérée tout en expulsant la Phyllodromia germanica.«

Digitized by Google

Nebenumstand die wichtigste Rolle spielt, wie z. B. die Möglichkeit in mehr versteckte und engere Spalten oder Oeffnungen in den Gegenständen zu dringen, welche den Thieren zum Schutz dienen. — In dieser Hinsicht ist mithin der kleinere, für Ertragung unmittelbarer Einwirkung von Kälte weniger geeignete Körperumfang der Blatta germanica dennoch von sehr wichtiger Bedeutung für die Ertragung eines strengen Winters.

Zur Stütze obiger Hypothese lassen sich noch folgende Thatsachen anführen: 1) P. orientalis überwintert (wenigstens in Odessa) nicht in ausgebildeter Form, sondern in Larvenform. 2) In Lapland findet sich an Stelle von B. germanica, die kleinere Ectobia laponica, welche auch in Europa wild vorkommt, und die in der Freiheit als Larve überwintert. — Alle Vertreter der Familie der Blattiden, welche in nördlichen Gegenden vorkommen, gehören kleinen Formen an. Die grösste derselben ist Ectobia laponica, welche im ausgewachsenen Zustande nur 11 Mm. erreicht. Die grösseren Formen der Familie, welche (wie z. B. Blabera gigantea) bis zu 60 Mm. Länge erreicht, kommen ausschliesslich nur in heissen, oder wenigstens warmen Klimaten vor.

Den auf die Verbreitung von B. germanica und P. orientalis Einfluss ausübenden Nebenumständen muss die bedeutend stärkere Vermehrungsfähigkeit von B. germanica zugezählt werden, eine Thatsache, welche schon durch frühere Beobachter festgestellt worden ist, insbesondere durch HUMMEL und CORNELIUS. — Die bei PALLAS sich vorfindende Angabe (Reise. II. Theil. 2. Buch p. 543), wonach Periplaneta orientalis von Blatta germanica getödtet, und ihre Nachkommenschaft von letzterer verzehrt werde, ist durch meine Beobachtungen nicht bestätigt worden. — Man darf annehmen, dass diese active Form des Kampfes bei der Verbreitung beider Arten keine Rolle spielt.

In Rücksicht auf alles oben Angeführte lassen sich folgende Fragen und Sätze aufstellen:

1) Haben sich für den Verbreitungsbezirk von Periplaneta orientalis, Blatta germanica und Ectobia laponica die nördlichen, und für die letztere die südlichen Grenzen seit den Zeiten von GEORGI und PALLAS geändert? (Nach den Angaben des ersteren reicht P. orientalis in Sibirien bis zum 61.° n. B.)

2) Finden sich gegenwärtig Blatta und Periplaneta noch an den Orten, wo sie von PALLAS aufgefunden worden sind? (s. dessen »Reise« an verschiedenen Stellen). Ist wirklich, wie FISCHER v. WALDHEIM annimmt, B. asiatica von PALLAS identisch mit Phyllodromia germanica? Um diese Fragen zu entscheiden, ist es nöthig Exemplare aus verschiedenen Stellen Sibiriens zu besitzen.

Digitized by Google

3) In welchem Zustande überwintern im Norden Periplaneta und Blatta? Aendert sich bei ihnen (je nach dem Klima) die Periode der Reife und der Fruchtbarkeit? Um diese Fragen zu entscheiden, ist es nöthig, Exemplare aus verschiedenen Jahreszeiten zu untersuchen.

4) Es ist interessant auch die Stellen kennen zu lernen, an welchen P. americana vorkommt, und zu entscheiden, ob diese Art sporadisch vorkommt, oder ob sie stationär geworden ist.

5) Alle Untersuchungen über die Ueberwinterung verschiedener Formen von Blattiden und über ihre Uebersiedelung sind von ungemeinem Werth.

Professor M. S. Ganin machte Mittheilungen über die embryonale Entwickelung von Pelodera teres. — Der ganze embryonale Entwickelungsvorgang dieser Anguillulide erfolgt im mütterlichen Körper. Die Eizelle, welche keine Dotterablagerungen enthält, unterliegt der primordialen Furchung. Bereits nach der Bildung von sechs Furchungskugeln bemerkt man zwischen den inneren Oberflächen der vier mittleren Furchungskugeln eine deutliche Furchungshöhle, d. i. die künftige Körperhöhle des Wurmes. Sehr schön ist das Stadium der Blastula ausgesprochen. Die Bauchseite der Blastula wird platter, die Vermehrung der Zellen an dieser Fläche erfolgt schneller; an der inneren Oberfläche des Entoderms der Bauchseite bildet sich eine Gruppe von drei bis vier Zellen, welche die Anlagen des Entoderms repräsentiren; die Zellen des letzteren vermehren sich und wachsen immer mehr und mehr in die Furchungshöhle; in Folge dessen wird die Höhle enger und ist zuletzt nur noch in Form einer Spalte an der Rückenfläche sichtbar. An der Bauchfläche existirt eine Zeit lang eine kleine äussere Vertiefung, welche der Einstülpung der Gastrula entspricht. Sobald die Zellen des Ectoderms von denen des Entoderms sich abgehoben haben, wird die Bauchfläche wieder eben. Seitlich von der soliden Anlage des Entoderms sondern sich zwei vollkommen gleiche längliche Zellenmassen des Mesoderms. — Die Zellen des Entoderms sind regelmässig in zwei Reihen angeordnet. Nach der Sonderung des Mesoderms werden Mund- und Analende des ovalen Embryos angedeutet durch Differenzirung der Zellen am vordern Drittheil des Entoderms, aus welchem der grössere Theil des Vorderdarms sich entwickelt. — Die Bauchfläche sondert sich von der Rückenfläche in Folge der Bildung von Verdickungen an der Bauchfläche, ferner mit dem Auftreten einer Furche in dem hinteren Drittheil, durch welche das Vorderende von dem hinteren Ende geschieden wird, und nach Absonderung der Geschlechtszelle; die Rückenfläche bleibt dünn. An der breiteren Kopfhälfte des Embryos lagert sich die Bauchverdickung, ähnlich wie die Bauchstreifen bei den Arthropoden, nach dem Rücken

Digitized by Google

um; an der vorderen Oberfläche des Kopfendes bildet sich eine trichterförmige, später sich verengernde Vertiefung, welche weiterhin mit den vorderen Zellen des Entoderms sich vereinigt. — Die mittlere Hälfte der Bauchverdickung wird in dem Maasse dünner, in welchem das Kopf- und Schwanzende sich verlängern. — Aus der Bauchverdickung des analen Endes construirt sich eine trichterförmige Vertiefung für den Hinterdarm, welche mit den Zellen des Entoderms in Berührung tritt. Am Kopfende entwickeln sich aus den Zellen des Ectoderms der Bauchfläche zwei symmetrisch gelagerte Bläschen mit deutlich protoplasmatischen Wandungen, deren Bedeutung unbekannt ist. — Die Verdickung des Ectoderms an der Kopfhälfte beginnt sich zu sondern von den oberflächlichen Zellen des Ectoderms am hinteren Ende; ebenso sondert sich auch der Rückentheil der Verdickung. — Die Anlagen des Nervensystems, welche sich aus der Bauchverdickung in Form von zwei länglichen walzenförmigen Körpern entwickelt haben, die zu beiden Seiten des Körpers liegen, kommen deutlich zum Vorschein. — Die gesonderte Verdickung am Rücken erinnert in den früheren Stadien deutlich an das Kopfganglion der Arthropoden. — Die Anlage des Nervenringes, bestehend aus einer noch nicht differenzirten Zellenmasse des Ectoderms, liegt ursprünglich unmittelbar an der Mundvertiefung im vordersten Kopfende. In dem Maasse als der Vorderdarm sich verlängert und differenzirt, wird der Nervenring immer mehr nach hinten verschoben, bis er seine normale Lage zwischen den zwei Erweiterungen des Vorderdarmes einnimmt. — Die länglichen walzenförmigen Anlagen des Nervensystems differenziren sich zu den sogenannten »ganglia lateralia«, aus der Rückenverdickung entwickelt sich die Rückenhälfte des Nervenringes. Das Bauchganglion wird viel später bemerkbar als Verdickung der andern Rückenhälfte des Ringes. Es unterliegt keinem Zweifel, wie die Entwickelung lehrt, dass die Rückenhälfte des Nervenringes mit seinen wenig zahlreichen Nervenzellen bei den Würmern das Homologon von dem Kopfcentrum der Arthropoden bildet. Die sogenannten seitlichen Ganglien sind wahrscheinlich homolog dem Bauchstrange der letzteren. Die Bedeutung des Bauchganglions muss durch vergleichend embryonale Untersuchungen klar gelegt werden. Die Bezeichnung des Bauchganglions der Nematoden als ganglion cephalicon durch Schneider hat keine wissenschaftliche Begründung. Die Entwickelung der einzelnen Theile des Darmcanales bei den Nematoden bietet ein grosses wissenschaftliches Interesse, wenn man sie mit der Entwickelung des Darmcanales bei den Arthropoden vergleicht.

Professor M. S. Ganin referirte über die Untersuchungen von Natanson, betreffend die embryonale Entwickelung von drei Arten von Oxyu-

Digitized by Google

ris, welche im Darmcanale von Periplaneta orientalis und Blatta germanica parasitisch vorkommen. — Das weibliche Geschlechtsorgan bildet bei Ox. brachyura eine vereinzelte, bei Ox. Blattae und Ox. Diesingi eine doppelte Röhre. — Im Eierstocke ist auch keine Spur von Rhachis vorhanden. Das Deutoplasma des Eies entwickelt sich mit Betheiligung der epithelialen Zellen des Eierstockes (bei Ox. brachyura); dieses Factum wird erwiesen durch die wiederholte Beobachtung von glänzenden, stark lichtbrechenden Körperchen in den Epithelzellen des Eierstockes, sowie durch den Uebergang dieser Gebilde in Elemente des Nahrungsdotters. Die Dotterhaut und das zweischichtige Chorion entsteht auf verschiedene Weise; das letztere ist ein Ausscheidungsproduct des den Eileiter auskleidenden Epithels, während das erstere verdichtetes Protoplasma des Eies darstellt. — An jeder der untersuchten Arten von Oxyuris können interessante, auf die Form der Entwickelung, in welcher das Ei den mütterlichen Organismus verlässt, bezügliche Unterschiede beobachtet werden. — Die embryonale Entwickelung erfolgt leicht unter verschiedenen künstlich hergestellten Bedingungen, wie z. B. in verschiedenen macerirenden Flüssigkeiten, in Säuren; sie erfolgt dagegen nicht in Spiritus und Glycerin. — Der Entwickelungsvorgang ist wesentlich beeinflusst durch die Temperatur. — Die Segmentationshöhle hat eine Spaltenform, nach beendeter Segmentation bildet sich die Morula zur Blastula um. Es folgt die Sonderung des Ecto- und Entoderms, letzteres bildet sich durch leichte Einstülpung und Verdickung der Bauchfläche der Blastula nach der Furchungshöhle oder der künftigen Körperhöhle zu. An der Rückenfläche des Embryos zeigen die Zellen eine characteristische keilförmige Gestalt; die Zellen des Mesoderms entstehen durch Sonderung vom Entoderm. — Die Einstülpung der Gastrula ist nur unbedeutend und existirt nur eine gewisse Zeit hindurch. — Es folgt die Sonderung des Kopf- und Schwanzendes des Embryo. Das Schwanzende zeigt an seiner Spitze eine characteristische Zelle. Mund und After entstehen durch Einstülpung. Aus den Elementen des primären Entoderms sondert sich der sehr lange Vorderdarm und der verhältnissmässig kurze Mitteldarm. Die für den grösseren Theil der Nematoden characteristische Umbiegung des mittleren Körpertheiles des Embryo ist nicht vorhanden; letzterer bleibt vielmehr gerade und nur der Schwanz biegt sich nach dem Rücken um. — Die Bildung der primären chitinösen Körperhülle erfolgt aus dem Ectoderm, ebenso die der Intima in der Höhle des Vorder- und Hinterdarmes. — Die characteristische Erweiterung des Schlundes kommt zeitig zum Vorschein. — Es folgt die Bildung einer Cyste an der Hautoberfläche des Embryo und die Umbildung des letzteren zur Puppe; in dem Stadium der letzteren erhält sich das Thier

Digitized by Google

unbestimmt lange Zeit in den Excrementen von Periplaneta orientalis. — Die Entwickelung der Puppe zur jungen Nematode und die weiteren histologischen und morphologischen Differenzirungsprocesse erfolgen im Darmcanal der Periplaneta. — Es sind einige experimentelle Untersuchungen von N. angestellt worden.

Professor A. L. Karpinsky referirte über seine in diesem Jahre in Nowa Alexandria angestellten Untersuchungen über die Krankheit des Maulbeerbaum-Seidenspinners (Pebrine, Maladie des corpuscules — Fleckenkrankheit—), bei welchen er zu folgenden Resultaten gelangt ist:

1) Die betreffende Krankheit steht in engem Zusammenhange mit anderen Krankheiten der Seidenspinner insbesondere mit der Faulsucht, welche sehr wahrscheinlich einen höheren Grad der Fleckenkrankheit repräsentirt.

2) Als Ausgangspunct für die Entwickelung der Fleckenkrankheit dienen ungünstige Umstände, unter denen sich die Seidenraupen entwickeln: unzureichende Lüftung, die Anhäufung einer bedeutenden Anzahl von Raupen auf kleiner Fläche u. s. w. Der Zustand des Futters übt ohne Zweifel ebenfalls einen nicht unwesentlichen Einfluss aus.

3) Die angeführten Einflüsse haben eine unzureichende Oxydation des Blutes zur Folge; in Folge dessen können gewisse, als Producte chemisch-physiologischer Processe auftretende (oder mit der Nahrung in den Körper eingeführte) Stoffe nicht aus dem Organismus in einer für denselben unschädlichen Form ausgeschieden werden; sie sammeln sich an und üben dadurch einen zerstörenden Einfluss auf das Blut und die Gewebe aus.

4) Den im Organismus der an der Fleckenkrankheit und Faulsucht leidenden Raupen einen schädlichen Einfluss ausübenden Stoffen könnte man auch die Kleesäure beizählen.

5) Cornaliakörper entwickeln sich in der Folge auf dem Boden, welcher dafür zugerichtet worden ist, durch die Unregelmässigkeit der im Organismus vor sich gehenden physikalisch-chemischen Processe.

6) Die Anwesenheit von Cornaliakörpern ist von Bedeutung für die Diagnose der Krankheit; ihre Abwesenheit beweist indessen noch nicht, dass der Zustand ein gesunder ist.

7) Die Auswahl der Individuen für die Vermehrung hat ihre Bedeutung, doch weit wichtiger ist die entsprechende Pflege der Thiere, Zutritt einer ausreichenden Menge frischer und reiner Luft, gleichmässige, entsprechende Temperatur, mit einem mässigen Grade von Feuchtigkeit, endlich frisches Futter in ausreichender Quantität.

A. M. Slósarski theilte in Folgendem die Resultate seiner Untersuchungen »Zur Anatomie und Systematik von Hypodectes columbae,



Digitized by Google

sp. n.« mit. — Professor FILIPPO DE FILIPPI fand zuerst im Jahre 1861 (vid. Archivio per la Zoologia etc. Vol. I. pag. 52. Tav. V) unter der Haut in den Luftsäcken von Vögeln eine besondere Art von Parasiten, welche er Hypodectes nannte. Dieselben gehören den Acariden an und nähern sich am meisten der Familie der Sarcoptiden. Demnächst bemerkte Professor CHARLES ROBERTSON (Quart. Journ. of microsc. science. VI. 1866. p. 201) bei der Taube Columba livia an den grossen Venen in der Nähe des Herzens einen Parasiten, welchen er nicht benannte, sondern nur zeichnete und beschrieb. — Im Winter des Jahres 1872 wurde bei der Section einer Haustaube meine Aufmerksamkeit von einem eigenthümlichen Organismus gefesselt, einer Art von Acariden, welche an beiden Seiten des Halses an der Vereinigung der v. jugularis mit der v. subclavia sich vorfand. Da mir die Arbeiten von FILIPPI und ROBERTSON damals noch nicht bekannt waren, so unterzog ich mich der Determination und anatomischen Untersuchung des aufgefundenen Acariden. Als ich darauf in den Besitz der erwähnten Arbeiten gelangte, determinirte ich genau jenes Thier und überzeugte mich davon, dass die Beschreibungen und Zeichnungen von FILIPPI und ROBERTSON ungenügend und durchaus nicht genau seien, und dass es mir gelungen sei, den Bau des Thieres genauer zu erforschen als meine Vorgänger. Der von mir aufgefundene Parasit besitzt vollständig die von ROBERTSON angegebenen hauptsächlichen, characteristischen Merkmale der Gattung Hypodectes, weshalb ich denselben auch als Hypodectes columbae bezeichnet habe.

Ich habe ungefähr 15 Sectionen an Tauben vorgenommen und fast immer den Hypodectes in dem Fettgewebe, welches die grossen Venen in der Nähe des Herzens umgiebt (v. jugularis und v. subclavia), angetroffen.

Der Körper von Hypodectes ist länglich, cylindrisch, an beiden Enden abgerundet, weiss, ohne Spur von Einschnürungen oder Segmenten, 1,3 bis 1,7 Mm. lang und 0,31 bis 0,37 Mm. breit. Unter dem Mikroskop zeigt Hypodectes vier Fusspaare, von denen die zwei ersten Paare am vorderen Körperende, die zwei folgenden fast in der Mitte desselben vorkommen. — Die Füsse sind ziemlich kurz und bestehen aus fünf Gliedern, von denen vier kurz und breit, das fünfte, das Ende des Fusses bildende, das längste ist; dasselbe ist schmal und bei den drei ersten Paaren mit mehreren Borsten versehen. Am vierten Paare verlängert es sich dagegen in eine lange Borste. — An der Basis der Füsse finden sich nach der Bauchseite zu chitinöse zimmetfarbige Bildungen. — Eben solche Bildungen finden sich auch an der Rückenfläche des Thieres und zwar in der Mittellinie des Körpers, an dem

Digitized by Google

vorderen und hinteren Ende. In der Nähe der chitinösen Bildung des vordersten Fusspaares finden sich drei chitinöse Knöpfchen, welche Filippi für Augen (oculi) angesehen hat. An den Seiten des Körpers bemerkt man jederseits je vier kleine Borsten.

Am vorderen Körperende liegt die spaltförmige Mundöffnung, die mit einer chitinösen Bildung versehen ist. — Die Körperoberfläche ist mit einer Cuticula bedeckt, unter welcher die aus einem durchsichtigen Protoplasma bestehende Hypodermis liegt; darunter finden sich spindelförmige Zellen des Bindegewebes. Das Muskelsystem ist ziemlich stark entwickelt. Die Muskeln erscheinen als glänzende Bänder, welche entweder an die Basis der Füsse und die chitinösen Bildungen sich ansetzen, oder in der Längsrichtung des Körpers verlaufen, oder endlich mit einem Ende an die Bauch-, mit dem anderen an die Rückenwand sich anheften.

Das Nervensystem besteht aus einem über dem Schlund und einem unter dem Schlund gelegenen Ganglion, welche mittelst Commissuren mit einander verbunden sind; von denselben gehen Nerven zu den Füssen und anderen Körpertheilen.

Ein Darmcanal und Anus ist bei Hypodectes nicht vorhanden. — An Stelle des Darmcanals finden sich grosse mit zahlreichen Fortsätzen versehene Zellen; vermittelst dieser Fortsätze heften sich die Zellen an die Wandungen des Körpers. — An lebenden Exemplaren bemerkt man eine Fortbewegung der Blutkörper. Inmitten der Fettzellen am hinteren Körperende liegt ein paariges, eiförmiges Organ, welches ich für das Geschlechtsorgan halte. Von diesem Gebilde gehen zwei kurze Canäle zu den Geschlechtsöffnungen, welche sich am Ende des an den Hinterfüssen gelegenen chitinösen Gebildes vorfinden. Jede der beiden Geschlechtsöffnungen hat eine ovale Form, verdickte Ränder und ist in zwei Abtheilungen getheilt. Die unmittelbare Verbindung der von den Geschlechtsorganen ausgehenden Canäle mit den Geschlechtsöffnungen habe ich indessen nicht wahrzunehmen vermocht.

Ich bin vorläufig noch nicht im Stande sicher zu entscheiden, ob Hypodectes eine entwickelte Form bildet, oder nur eine jüngere Uebergangsform.

Bei dieser Gelegenheit machte Professor M. S. Ganin auf das Interessante aufmerksam, welches in der Mittheilung liegt, dass Hypodectes keinen Darmcanal habe, so wie darauf, dass Peremeschko in Kasan den Hypodectes sehr oft unter der Haut bei Tauben aufgefunden habe.

Schliesslich wurden folgende schriftliche Zusendungen der Section vorgelegt, welche in den »Arbeiten« der Versammlung abgedruckt werden sollen.



Digitized by Google

1) »Beiträge zur Anatomie von Circinalium und Molgula«, von N. Nassonoff, Student an der Moskauer Universität.

2) und 3) »Ueber die Furchung des Eies von Ascaris nigrovenosa« und »über das Ovarium von Rana temporaria Lin.« von Dr. A. Brandt.

Am Schlusse der Sitzungen machte Professor Kessler aufmerksam auf die Reichhaltigkeit der Warschauer zoologischen Sammlung, welche Dank der grossartigen Liberalität der Herren Grafen K. und A. Branicki, sowie der umsichtigen Thätigkeit des Herrn W. K. Taczanowsky mit sehr vielen seltenen und höchst interessanten Exemplaren, insbesondere aus Südamerika, Afrika und Ostsibirien ausgestattet ist.

Digitized by Google

# Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens Sars.

(Ein Beitrag zur Kenntniss der Echinodermen.)

Von

Dr. Heinrich Simroth.

Mit Tafel XXII—XXV u. 9 Holzschnitten.

## Zweiter Theil[1]. Schizogonie.

### Erstes Capitel. Theilung und Regeneration der Seesterne.

Was man bis jetzt über die Theilung und Wiederergänzung der Asteriden veröffentlicht hat, bezieht sich fast allein auf die äusseren Erscheinungen. Ich gebe im Auszuge, was ich für das beachtenswertheste halte. Lütken's Beobachtungen und Schlüsse lassen sich ungefähr so zusammenfassen (V, p. 11—20): Asterias problema Stp. und tenuispina Lmk. nebst einigen anderen verwandten Formen mit mehr als fünf Armen (Asterias acutispina Stmps., macrodiscus Stmps., muricata Verr., atlantica Verr.) sind fissipar. Die Untersuchung von 23 Exemplaren der zweiten Art ergab, dass 11, mit 3—7 Armen, nach vorhergegangener Theilung ihre eine Körperhälfte regenerirt hatten. Je kleiner die Thiere, um so deutlicher waren Theilung und Regeneration. Von den übrigen 12 zeigten nur wenige die ungleiche Armausbildung, und da sie sich immer nur auf einen oder zwei Arme beschränkte, so wird sie auf Rechnung eines früheren, gewaltsamen Verlustes, wie es so oft vorkommt, gesetzt. Die Grösse des Individuums zeigt keinerlei Beziehung zur Armzahl.

1) Erster Theil s. diese Zeitschr. XXVII. Bd. 4. Hft.



Digitized by Google

Von Asterias problema wurden mehrere hundert Stück geprüft. Wenige nur waren annähernd regelmässig fünfarmig, wohl aus getheilten, normalen, sechsarmigen entstanden[1]). Bei scheinbar vierarmigen, kreuzförmigen sassen zwei kleine Knospen in einem Interradius. Die meisten hatten drei kleine und drei grosse Arme. Von drei (oder vier) jungen Armen war gewöhnlich der mittelste der kleinste, also am spätesten hervorgesprosst. Auch dreiarmige Individuen kamen vor, ohne jede Anlage der jungen Arme, ja selbst mit noch klaffender, unvernarbter Wunde. Da die dreiarmigen Individuen alle möglichen Grössen, bezw. Altersstufen repräsentirten, so folgte daraus, dass entweder die Theilung in verschiedenem Lebensalter bei verschiedenen Thieren sich vollzieht, oder, was näher liegt, dass sie sich an einem Thiere wohl vier, fünf und mehrere Male wiederholt. Die normalen, sechsarmigen Exemplare waren sehr selten, die Theilung also sehr allgemein. Sie hört wahrscheinlich auf bei voller Entwicklung des Thieres oder bei Eintritt der sexuellen Fortpflanzung. Die von Steenstrup gestreifte Hypothese, es möchte den losgelösten Armen eine ähnliche Aufgabe zufallen wie dem Hectocotylus der Cephalophoren, wird als absurd zurückgewiesen, wenn auch die Untersuchung der Genitalorgane kein besonderes Licht über das Verhältniss zur geschlechtlichen Fortpflanzung verschaffte. Bei Asterias problema war die junge Scheibenhälfte anfangs ohne Madreporenplatte, bei Exemplaren jedoch, wo sie ziemlich der alten gleichkam, zeigten sich zwei Madreporenplatten, weit von einander abstehend. Die Gesetze, welche die die Theilung einleitende Linie an der Scheibe regeln, blieben völlig unklar.

Der gesammten Kategorie dieser Theilungsformen, bei welchen ein vollständiges Individuum sich nach Scheibe und Armen halbirt, um die Hälften zu vollständigen Individuen zu ergänzen, wird eine andere gegenübergestellt, deren Träger die Genera Linckia und Ophidiaster sind, nämlich Haeckel's divisio radialis, wo einzelne Arme sich ablösen und, anfangs kometenähnlich, eine Scheibe mit allmälig sich ausbildenden kleinen Armen aus ihrer Bauchfläche hervorsprossen lassen. Es soll also ein Arm ohne jede Spur von Scheibe die Fähigkeit besitzen, ihr mit allen ihren weiteren Armen das Dasein zu geben. Dabei würden aus einem einzigen Individuum gleichzeitig so viele neue hervorgehen können als es Arme hat, ja noch eins mehr, da vermuthlich die Scheibe allein im Stande ist ihre Arme zu ergänzen. Kleinen Thieren, welche aus solcher Fortpflanzung entsprangen, echten Kometen also, wird die

1) Die Gründe dafür, dass auch diese Species wahrscheinlich mit fünf Armen zur Welt kommt, s. Cap. II, Anfang von H.

Digitized by Google

Madreporenplatte ganz abgesprochen; nachher sollen auf einmal zwei auftreten, zu jeder Seite des Hauptarmes eine. Die Kometenformen von Asterias rubens und tenuispina, von Echinaster eridanella werden als zweifelhaft bezeichnet und auf eine ursprüngliche Scheibe mit nur einem Arm (nicht einen Arm allein) zurückgeführt. — Es geschieht ferner des Vermögens der meisten Asteriden Erwähnung, abgerissene Armstücke wieder zu ergänzen, ein Vermögen, welches nach Steenstrup dem Genus Asterias fehlt. — Schliesslich wird noch gezeigt, dass bei Asterias helianthus und verwandten Arten in der Entwicklung nicht gleich alle Arme gleichzeitig sich bilden, sondern dass im späteren Leben zwischen den ursprünglichen noch weitere hervorwachsen. — Alles was von diesen mannigfachen Behauptungen noch als Hypothese dasteht, wird einer geduldigen Experimentirkunst im Aquarium zur Entscheidung überwiesen.

Eine ganze Anzahl Fragen, die Lütken angeregt, werden durch die neueren, kürzeren Daten von Kowalewsky und Greeff theils beantwortet, theils neu beleuchtet. Die Cardinalfrage zunächst, welche, scheinbar feststehend, bisher doch noch nicht sicher beantwortet war, ob nämlich die Theilung der Seesterne überhaupt eine freiwillige sei oder nur durch gewaltsame äussere Eingriffe bewirkt werde, löst Kowalewsky mit Sicherheit zu Gunsten der ersteren, erwarteten Ansicht, wenn er sagt (III): »Die Theilung der Seesterne beobachtete Referent schon im Jahre 1866 im Golf von Neapel an einer kleinen Ophiolepis, aber viel schärfer trat diese Erscheinung hervor an Asteracanthion tenuispinus.

Diese Species von Asteracanthion besitzt eine sich nicht gleichbleibende Zahl von Armen, — es existiren bald sechs, bald sieben, — Exemplare mit vollständig entwickelten Armen kommen relativ selten zu Gesicht; unter ihnen befinden sich immer einige, so zu sagen, im embryonalen Zustande. Um den Process der Theilung zu beobachten, braucht man nur einige Exemplare mit vollständig entwickelten Armen in ein Gefäss zu setzen. Höchstens nach einem Tage fangen sich die Seesterne an zu theilen, — die sechsarmigen theilen sich gewöhnlich in zwei dreiarmige; besass aber ein Individuum ihrer sieben, so entstand ein dreiarmiges und ein vierarmiges, und letzteres theilte sich dann nicht selten weiter in zwei zweiarmige Individuen«. Leider ist diese Mittheilung zu knapp und oberflächlich, als dass man Stoff zu weiteren Erörterungen daraus schöpfen könnte; immerhin folgt aber, dass in der That freiwillige Theilung statt hat, und es folgt weiter das interessante Factum, dass die Theilung nicht, wie bei den Ophiuren immer, nur eine Dichotomie zu sein braucht, sondern auch eine Trichotomie werden kann; und man



Digitized by Google

kann vielleicht bei acht- und neunarmigen Thieren eine Viertheilung vermuthen. Es lässt sich ferner zeigen, dass die Linie der Theilung bei Ueberschreitung der Dichotomie nicht immer dieselbe bleiben kann; denn wenn sich ein zweiarmiges Theilstück etwa wieder zu einem sechsarmigen Individuum ergänzt (was ich vermuthen muss, da eine noch grössere Anzahl junger Arme ungewöhnlich) und nach vollendetem Wachsthum eine neue Dichotomie eingeht, so muss schon dadurch die ursprüngliche Theilungslinie wenigstens theilweise verlassen und in die junge Scheibenhälfte hinein verlegt werden.

Kowalewsky hat auch die andere Form, die divisio radialis, an lebenden Thieren sich vollziehen sehen, denn er berichtet weiter: »Im rothen Meere, in der Umgebung von Tor, fand Referent Ophidiaster Ehrenbergii mit ungemein unregelmässig entwickelten Armen. Es war nicht möglich, auch nur ein einziges Exemplar mit gleich grossen, regelmässig entwickelten Armen zu finden; entweder war ein Arm stark entwickelt, die übrigen im Gegensatz zu diesem sehr klein, oder es fanden sich Exemplare mit einigen grossen Armen, wogegen die anderen wie abgerissen erschienen. Ein längeres Nachforschen brachte schliesslich einzelne Arme zu Gesicht, bei denen man die übrigen vier Arme kaum gewahr werden konnte; endlich fanden sich Exemplare, bei denen die Arme eben im Begriff waren sich abzutrennen. Die Abtrennung der Arme findet regelmässig, einer nach dem andern, statt. Beim abgetrennten Arme verdickt sich der centrale Stumpf, aus dem schliesslich vier Arme hervorsprossen, anfangs als kleine Papillen, die bei wenigen in vollständige Arme auswachsen«.

Ueber die Weiterführung von Lütken's Angaben durch die citirten Beobachtungen brauche ich mich nicht mehr zu verbreiten; nur auf ein doppeltes will ich kurz hinweisen: erstens vermisst man die Erwähnung von Scheiben, welchen alle alten Arme genommen wären, woraus vielleicht folgt, dass der armlosen Scheibe die Kraft der Ergänzung abgeht (weitere Gründe Cap. II); zweitens scheint aus Kowalewsky's Darstellung hervorzugehen, dass die Thiere während der Zeit ihres allmäligen Armverlustes ihre Regenerationskraft verloren haben, denn an Individuen mit einigen grossen Armen erschienen die fehlenden wie abgerissen, also die Wunden weder vernarbt noch mit jungen Armen ausgefüllt.

Greeff hat (II, p. 161 u. 162) Lütken's Beobachtungen betreffs der mehrfachen Madreporenplatte dadurch gefördert, dass er nachwies (was jener voraussetzte): auch bei einem Multiplum dieser Platten komme stets einer jeden Herz und Steincanal, sowie die Drüsen des ersteren zu. Er irrt sich aber, wie ich glaube, wenn er die Vermehrung

Digitized by Google

der Platten durch Theilung der einen ursprünglichen sich vollziehen lässt[1]).

Einen interessanten Gesichtspunct liefert GREEFF's Ermittelung, dass die Zahl der Madreporenplatten mit der Grösse des Thieres bei sonst gleichen Bedingungen zunimmt. Ein fünfzehnarmiges kleines Exemplar von Echinaster solaris hatte sechs, ein gleiches, aber mehr als doppelt so grosses mehr als zehn Platten. Daraus geht hervor, dass die morphologische Bedeutung der Madreporenplatte und des Steincanales als Reste der ursprünglichen Wassergefässanlage in der Larve später mehr gegen die physiologische zurücktritt, welche die Inhaltsregulirung im Auge hat. Man könnte sich denken, dass der Erweiterung der betreffenden Oeffnungen und Canäle, welche bei zunehmendem Körperwachsthum nöthig wird, bestimmte Hindernisse entgegenstehen, dass daher dem Mangel durch die Umbildung irgend einer Verbindung des analen Blutgefässringes mit der Haut zum Herzen und Steincanale Abhülfe geschafft wird (Cap. II, H. 1).

Ich gehe über zu meinen eigenen, freilich spärlichen Beobachtungen. Ich habe 9 Exemplare von Asteracanthion tenuispinus, 24 von Asteracanthion rubens, theils von Helgoland, theils aus Arendal, ein Exemplar von Asteracanthion glacialis und eins von Echinaster sepositus zur Untersuchung verwandt; für die divisio radialis des Ophidiaster fehlte mir das Material gänzlich. Alle untersuchten Thiere boten besondere Eigenthümlichkeiten. Einige waren verletzt mit Vernarbungen, andere hatten begonnen sich zu regeneriren, andere waren regelmässig, doch nicht ohne Anhaltspuncte zu einer Erweiterung des Verständnisses. Selten traf ich freilich ein Thier mit frischen Bruchflächen, und das scheint zu zeigen, dass der Choc, welchen die Organisation durch freiwillige Theilung oder unwillkürliche Verletzung erleidet, energisch genug ist, um sie zu einer rapiden Reaction behufs der Vernarbung zu veranlassen.

Diese Vernarbung oder Neubildung wechselt je nach der Grösse

1) Man wird wenigstens diese sonst nicht geradezu aufgestellte Behauptung herauslesen müssen aus seiner Anmerkung: »Bei den Echinen findet sich die Madreporenplatte ebenfalls zuweilen äusserlich durch scharfe nicht poröse Furchen in »»Felder, resp. Platten«« getheilt«. Es liegt wohl näher, die Theilung dieser Madreporenplatte als eine durch mechanischen Zug des in der Mitte inserirten Steincanals bewirkte Berstung oder Knickung aufzufassen. Wenn aber GREEFF anzunehmen scheint, die Felderung sei als Einleitung zu wirklicher Theilung, bezw. Vermehrung der Madreporenplatte zu betrachten, so spricht dagegen nicht nur die von ihm selbst angegebene Lage sämmtlicher Madreporenplatten in Interbrachialräumen, sondern gewiss noch mehr LÜTKEN's Beobachtung von der selbständigen Entstehung der Platten bei den jungen Kometenformen von Ophidiaster.

Digitized by Google

der Verletzung. Am geringsten ist sie überall an der Bauchfläche; sie besteht hier einfach in der Verklebung der Wundränder, welche von einem Epithel überwachsen werden. (Die Veränderungen, welche weiterhin zum Zwecke der Neubildung sich unmittelbar anschliessen, sollen bei der Ophiactis erörtert werden.) An der Bauchfläche finden zur Schliessung der Wunden so gut wie keine Lageveränderungen der Organe statt; in dieser Beziehung leistet um so mehr der Rücken. Hier kommt es darauf an, ob es sich um einen zerrissenen Arm handelt oder um einen am Grunde abgerissenen, welcher bald kleinere, bald grössere Stücke aus der Scheibenhaut mit sich zog, — oder um ein durch freiwillige Theilung halbirtes Exemplar. Bei zerrissenen Armen (womit ich solche meine, denen nur ein peripherischer Theil verloren ging) biegt sich die Armrückenhaut mit ihren Kalkplatten senkrecht herab und zieht sich seitlich zusammen, um mit den Wirbeln zu verkleben. Während aber an der unteren Seite die neue Armspitze hervorsprosst, so wird, augenscheinlich durch die von der Scheibe eingetriebene Flüssigkeit der Leibeshöhle, die geschlossene Rückenhaut am Ende des verletzten Armes, bezw. am Grunde der neuen Armspitze, noch weiter ausgebaucht und vorgewölbt, so dass letztere anfangs ganz darunter versteckt bleibt und von oben nicht wahrgenommen werden kann. Fig. 6 zeigt dies in mässigem Grade, andere Arme in ungleich stärkerem. — Ist der Arm am Grunde abgerissen, wobei ich fast immer die ersten zwei oder drei Saugfüsschenpaare erhalten fand, und ist der Verlust des Scheibenrückens unbedeutend, so reicht ein geringes Zusammenziehen und Herabbiegen der Dorsalhaut oft ebenso hin, um die Armwunde zu bedecken. Bei dem erwähnten Asteracanthion glacialis, einem mittelgrossen fünfarmigen Exemplare, welchem ein Arm am Grunde genommen war, verfolgte ich den Kranz der Rückenstacheln auf der Scheibe und fand, dass er nach der Seite des fehlenden Armes hin erweitert war, eben jener Zusammenziehung zufolge. Diese Contraction genügt indessen nur in den seltensten Fällen, um die Scheibendefecte auszugleichen. Es gehört dazu vielmehr meist ein eigentliches Narbengewebe. Auch dieses ändert wieder ab nach dem Umfange des zu ersetzenden Verlustes. Fig. 3 stellt einen grossen regulären (fünfarmigen) Asteracanthion rubens vor, welchem zwei nicht benachbarte Arme in gleicher Weise am Grunde abgerissen wurden, so jedoch, dass je zwei oder drei Paare von Ambulacralfüsschen erhalten blieben. Von der Decke wurde gerade so viel weggenommen als von der Bauchfläche. Hier war also eine relativ mässige Lücke auszufüllen. Demgemäss hat das Narbengewebe am Rücken ein von dem der übrigen Haut wenig verschiedenes Aussehen; es ist ein starkes, höckeriges Granulations-

Digitized by Google

gewebe, welches als dicker Wulst die schadhafte Stelle zu bedecken sucht. In Fig. 4 erblicken wir einen regelmässigen Asteracanthion tenuispinus, welchem ein Arm so abgerissen wurde, dass weder die ersten Füsschen noch auch der betreffende Theil des Gefäss- und Nervenringes bestehen blieb, und der Defect der Scheibenrückenhaut griff fast bis zur Mitte über. Der Lücke entsprechend sind der weite Vormagen und Magen nicht unerheblich herausgetreten, ihre Wandungen frei in's Seewasser vorstülpend. Ein solch dickes Narbengewebe wie im vorigen Falle würde hier nicht schnell genug in so reichlichem Maasse erzeugt werden können, um den nöthigen Verschluss herzustellen. Es wird daher schleunigst eine dünne Platte von faserigem Bindegewebe mit Epithelüberzug gebildet, deren geringe Masse in viel kürzerer Zeit fertig sein kann, während ihr Umfang genügende Dienste leistet. Von dergleichen Narbenbildungen boten meine Seesterne noch mancherlei, was mit dem beschriebenen durchaus im Einklange war. Ich erwähne noch, dass nach eingetretener Theilung die Gewebsbildung nach Analogie der Ophiactis in den Hintergrund treten, dass vielmehr einfache Verklebung zwischen Scheibenrückenhaut und Darmwand statthaben wird.

Bei diesen Vernarbungen ist viel wichtiger als die Verschiedenheit der jungen Gewebe ein anderes Verhältniss, auf welches mich die Untersuchung neu hervorgetriebener Arme hinwies. An einem neunarmigen Exemplar von Asteracanthion tenuispinus von etwa 18 Cm. Durchmesser mit vier grossen und fünf jungen 4 Cm. langen Armen (die Gruppen auf Hälften vertheilt) fand ich in dem einen äussersten jungen Arme, welcher immerhin doch schon eine ziemliche Ausdehnung besass, keine Spur einer Leber oder sonstigen Magenaussackung, selbst jene bindegewebigen Bänder, welche den Magen an die obere Fläche der Wirbel befestigen, fehlten durchaus; die übrigen jungen Arme waren vollständig. Wenn der Mangel hier bei der sonstigen Entwicklung des betreffenden Armes sehr auffällig war, wunderte ich mich nicht, in einem anderen Falle, bei einem Thiere von circa 8 Cm. Durchmesser mit vier grossen Armen und vier kleinen von 0,3 — 0,6 Cm. Länge die letzteren ebenfalls ohne Leber anzutreffen. Denn war es nicht denkbar und möglich, dass die Leber erst überhaupt verhältnissmässig spät vom Magen in den Arm hineinwuchert? Dieser Schluss erschien bei weiterem Nachsehen ungerechtfertigt, fast alle jungen Arme von wenig grösserem Umfang als die letztgenannten enthielten je eine Leber. Ich musste also nach einer anderen Erklärung suchen. Diese glaube ich gefunden zu haben bei einem Asteracanthion tenuispinus von circa 10 Cm. Durchmesser, mit fünf jungen Armen von 0,5—1,3 Cm.

Digitized by Google

Länge. Während die vier kleinen unter diesen schon je eine Leber aufwiesen, ungefähr vom Aussehen einer völlig ausgebildeten nach Farbe, Drüsenbeschaffenheit und so weiter, so war im grössten, welcher zugleich ein äusserer, noch weiter nichts zu entdecken als eine Leberanlage, bestehend in einem Blindschlauche, welcher, vom Magen ausgehend, sich, den Leberausführgängen entsprechend, an der Decke der betreffenden Armwand anheftete. Es konnte kaum eine Frage sein, dass aus einer solchen Anlage durch endständige Erweiterung eine Leber hervorgehen mochte. Der naheliegende Gedanke, der Mangel oder die Anwesenheit einer Leber in einem jungen Arme dürfte in der zufälligen Vereinigung der Magenwand mit dem Narbengewebe nach der Theilung seinen Grund haben, lenkte meine Aufmerksamkeit wieder zurück zu diesen Bildungen. Da traf ich denn allerlei Stufen, welche sehr differente Lebererzeugungen zulassen mögen. In manchen Fällen, Fig. 4 z. B., war die Magenwand fest mit der Narbenplatte verklebt, und es sind dadurch die Bedingungen gegeben, um sie beim Hervorsprossen eines oder mehrerer jungen Arme entsprechend auszuziehen. Noch günstiger war die Verschmelzung bei einem Asteracanthion rubens (Fig. 5), wo beim Abreissen des einen Armes am Magen gleich der Leberausführgang sich erhalten hatte und der Rückenhaut fest anhaftete. Es ist klar, dass in solchen Fällen, deren ich noch mehrere ausführen könnte, Darmausstülpungen in die neuen Arme mit hineingenommen werden müssen, wo sie zu Lebern werden. In Betreff aber der nach Theilung regenerirten Armgruppen achte man darauf, dass es allemal einer der äussersten Arme war, welchem die Leber fehlte. Der Grund wird einleuchten, wenn wir die Gesetze der Neubildung bei der Ophiactis kennen gelernt haben werden. Sind nämlich nach der Verschmelzung von Magenwand und Rückenhaut der Wasser- und Blutgefässring durch je einen aufsteigenden Bogen wieder vervollständigt, und beginnt die Leibeshöhle sich darauf zu erweitern auf Kosten der Trennung von Magen und Haut, so kann dies bei inzwischen fortschreitender Anlage und Entwicklung der jungen Arme in stärkerem Maasse nur an der Seite stattfinden, während in der Mitte der jungen Hälfte das Zusammenhaften ein längeres und innigeres bleiben muss, daher hier viel weniger eine Leber fehlen kann als in den seitlichen unter den jungen Armen.

In Bezug auf die Zahlenverhältnisse und die Anordnung junger (regenerirter) Seesternhälften habe ich nicht mehr und nicht weniger gesetzliches gefunden, als was Lütken herausgebracht hat. Die Anzahl der neuen Arme schwankt zwischen drei und fünf; die äussersten sind

Digitized by Google

die grössten; die mittleren drängen sich zwischen ihnen bald unten, bald oben hervor; selten liegen alle regelmässig in einer Ebene.

Als Analogie zu den von Lütken hervorgehobenen Fällen, wo bei sonst regelmässigen Thieren epigonal zwischen den ursprünglichen Armen beliebig neue hervorknospen, erwähne ich einen kleinen Echinaster sepositus von 2,6 Cm. Gesammtdurchmesser. Zwei getrennte Arme waren 1,3 Cm. lang, der, welchen sie auf einer Seite zwischen sich fassten 1,1 Cm., die beiden auf der anderen Seite 0,4 Cm., also ein sehr ungleiches Wachsthum der Arme.

Unter die Zahl der Geschlechter, welche theilweise abgerissene Arme wieder ergänzen, ist auch das Genus Asteracanthion aufzunehmen, von welchem diese Eigenthümlichkeit bisher nicht bekannt war (s. o.). Es giebt also jetzt keinen Ausnahmefall mehr unter den Seesternen, und auch unter den Ophiuren habe ich keinen gefunden, daher das Vermögen wohl allen Asteroiden zukommt.

Ich will hier schliesslich noch einiger Unterschiede gedenken, welche zwischen neugebildeten Armen und zwischen den gleich grossen junger Thiere bestehen und zugleich die Bildungsweise einiger Organe berühren, welche die Eigenart der Seesterne gegen die Ophiuren mit ausmachen. Die Hauptverschiedenheit ist die, dass bei der Regeneration das Material für die jungen Arme von der alten Körperhälfte in reichlichem Maasse zugeführt wird, während junge Thiere durch den Gebrauch ihrer Arme sich dieses erst erwerben müssen. Diesem Unterschiede einer grösseren oder geringeren physiologischen Arbeitsleistung entspricht eine energischere histologische Differenzirung der ursprünglichen Arme junger Thiere gegenüber einer unbestimmteren Ausbildung der Gewebe bei regenerirten Armen, was gleich nachher im einzelnen gezeigt werden soll. — Eine zweite Differenz findet in der ungleichen ursächlichen Betheiligung der verschiedenen Organe, von denen die an der Bauchseite den Vorrang haben, bei der Neubildung ihre Erklärung. Durch sie wird es verständlich, warum die Rückenfläche junger Arme eine ungleich gesetzmässigere Ausbildung zeigt, als die neugebildeter; daher jene in Anordnung der Rückenplatten und -stacheln und der allerdings noch vereinzelten Pedicellarien vor letzteren schon durchaus einem völlig entwickelten alten Arme gleicht, während bei neugebildeten Armen nicht nur die Rückenfläche durch Raumbeschränkung allerlei Verbiegungen und Compressionen erlitten hat, sondern auch der Platten und Stacheln ausser den endständigen fast gänzlich ermangelt, die Pedicellarien aber fast ganz unregelmässig vertheilt, wie ebenso die noch unausgebildeten Hautkiemen.

Um auf die Unterschiede in der histologischen Differenzirung der

Digitized by Google

Organe bei jungen und regenerirten Armen zurückzukommen, so berücksichtige ich zunächst HOFFMANN's Beschreibung und Zeichnung der Pedicellarien und ergänze sie durch meine Fig. 7. HOFFMANN leugnet den Stiel, indess mit Unrecht. Wenn auch durch Hautverdickung der Kopf direct dem Körper aufzusitzen scheint, so findet sich doch in der Mitte ein derber bindegewebiger Strang, welcher den eigentlichen Stiel vorstellt. Er erweitert sich oben becherförmig, und aus dem Becher ragen die Scheerenarme heraus. Deren Kalkplattenbeleg hat HOFFMANN abgebildet, leider ohne die Gelenkverbindungen anzugeben (mir selbst fehlt zur Ausfüllung der Lücke unentkalktes Material). Zur Bewegung der Platten dienen fünf Muskeln, welche HOFFMANN nicht beobachtet hat, ein starker, kurzer, horizontaler und zwei Paare schräger, diese offenbar Antagonisten von jenem; nur kann ich nicht bestimmen, ob der unpaare die Scheere schliesst und die paarigen sie öffnen, oder umgekehrt.

Zur Vergleichung der Pedicellarien bei jungen, originalen und bei neugebildeten Armen verweise ich auf Fig. 6 u. 8 (die Vergrösserung ist dieselbe). Die neugebildete Armspitze in Fig. 6 besteht bereits aus einigen zwanzig Gliedern (welche im Schrägschnitt nicht alle zur Darstellung gekommen sind), der junge Arm in Fig. 8 dagegen nur aus sechzehn. Entsprechend ist die Pedicellarie auf dem Rücken der Armspitze viel voluminöser und länger gestielt als die an der Endplatte des jungen Armes in Fig. 8, ja die reichliche Zufuhr an Bildungsmaterial hat sie den nach dem Zahlenverhältniss der Füsschen ihr zukommenden Umfang überflügeln lassen. Nichtsdestoweniger zeigen die letztgenannten kleineren, ihrer nothwendigen Betheiligung an den Lebensthätigkeiten des gesammten Organismus gemäss, bereits die Anlage des unpaaren Muskels, von welchem in Fig. 6 noch keine Spur sichtbar.

Greller noch ist der Unterschied bei den Hautkiemen. An dem Seestern, dessen einen Arm Fig. 8 im Längsschnitt vorstellt, zwar vereinzelt, stimmen sie in ihrer Ausbildung völlig mit denen erwachsener Thiere überein und verrichten sicher dieselben Dienste; es sind Blindschläuche mit grosser Höhlung, und diese hat eine weit offene Communication mit dem Leibesraume. In Fig. 6 dagegen sind es solide Sprossen, unregelmässig zerstreut oder zu Gruppen gesammelt und noch der Durchbohrung harrend, offenbar unfähig einen Wasseraustausch durch Diffusion zu vermitteln.

Als nebensächliches Resultat verzeichne ich die Gleichmässigkeit der Anlagen, aus denen bei der Neubildung Pedicellarien und Hautkiemen hervorgehen; beide sind anfangs solide Höcker, welche im wei-

Digitized by Google

teren Verlauf Gabelung der Spitze zu Greifzangen, Aushöhlung zu Hautkiemen umformt.

Derselbe Gesichtspunct physiologischer Differenz erklärt die starke Entwicklung der Muskulatur der Füsschen und Ambulacralampullen bei jungen Armen, gegenüber der viel schwächeren bei regenerirten.

Ungleich auffallender ist endlich der völlige Mangel der gesammten Skeletmuskulatur bei der neugebildeten Armspitze, während deren originale Anlage beim jungen Arme fast bis in die kleinsten Einzelheiten zu verfolgen ist (Cap. III, 2).

## Zweites Capitel. Theilung und Regeneration der Ophiactis virens.

### A. Die Theilung.

Voran stelle ich auch hier einen Auszug aus Lütken's Arbeit (V, p. 6—11). Er bespricht zuerst die Ophiothela isidicola, von welcher er Exemplare sowohl mit sechs als mit drei gleich entwickelten Armen vorfand, mit Uebergängen, in denen die drei Arme der einen Seite kleiner waren als die der anderen. Dass die Heteractinie auf Theilung und Wiederergänzung beruht, scheint danach auf der Hand zu liegen. Es fragt sich, ob Individuen mit sechs gleichen Armen sich schon getheilt haben, und ob sie überhaupt sich theilen würden? ob die Theilung bei einem und demselben Individuum sich wiederhole? Lütken glaubt, dass die Theilung schon früh stattfinde und dass auch die bleibende Hälfte noch wachse, während die neue sich bildet. Selten wurden Exemplare beobachtet mit zwei grossen Armen und vier kleinen oder mit dem umgekehrten Verhältniss. Lütken streift dann die Annahme, dass die Ophiuriden als halbe Thiere mit drei Armen geboren würden, verwirft sie jedoch als absurd; nicht so die andere Möglichkeit, dass die Thiere zwar bei der Geburt eine vollständige Scheibe besitzen möchten, aber nur drei Arme, wie denn ähnlich in der Gattung Linckia drei Arme nachträglich in den Intervallen zwischen den grossen hervorsprossen [1]. Dagegen wird freilich angeführt, dass die sechs bis achtarmigen Ophiacentha anomala und vivipara mit allen Armen zur Welt kommen. — Bei der Frage, ob die Theilung eine freiwillige sei oder von äusserer Verletzung herstamme, entscheidet sich Lütken für den ersteren Fall wegen der Regelmässigkeit. Die freiwillige Theilung gilt dann nicht nur für diese Art, sondern für das gesammte Geschlecht Ophiothela, bestimmt wenigstens für noch vier Arten.

1) Den diesem Vergleich entnommenen Beweisgrund weise ich zurück wegen des sehr verschiedenen Verhaltens beider Thiergattungen in der Schizogonie. Die Theilung der Ophiura ist eine Dichotomie, die der Linckia eine divisio radialis.

Digitized by Google

Steenstrup, Sars und Lütken (in einer früheren Abhandlung) hatten sie schon den Ophiactisarten zugesprochen. Aus einem grossen Exemplar von Ophiactis Savignyi mit drei grossen und drei kleinen Armen schliesst unser Gewährsmann, die Theilung und Wiederergänzung möge hier zweimal im Leben geschehen. Ophiactis sexradia Gr. und virens Sars hatten je drei kleine und drei grosse Arme. Bei Ophiactis virescens sind die kleinen Individuen meist nur dreiarmig oder sechsarmig mit Heteractinie. Lütken fand ein grosses Exemplar mit fünf gleichen Armen. Bei Ophiactis Krebsii und Mülleri waren die kleinen Thiere heteractinisch, die grossen gleichmässig. — Unter 22 Exemplaren von Ophiocoma pumila und Valenciae hatten die kleinen drei Arme oder sechs mit Heteractinie, die grossen hatten fünf gleiche Arme. — Aus der Gesammtheit dieser Statistik folgert Lütken, dass in allen diesen Geschlechtern die jungen Thiere die Heteractinie aufweisen dürften, die alten dagegen nicht mehr. Und das Interesse an diesem Resultate wird als enorm bezeichnet, weil dann die ganze Erscheinung als ein Generationswechsel aufgefasst werden könne zwischen jungen ungeschlechtlichen Formen und alten geschlechtlichen. Um gleich diese Frage (welche mir sehr nebensächlich erscheint, da der hypothetische Generationswechsel kaum einen wesentlichen Einblick in die Organisation unserer Thiere geben möchte) zu erledigen, gestatte man mir, auf die Seesterne hier nochmals zurückzugreifen. Ich halte mich an einen grossen Asteracanthion rubens mit sieben Armen. Der Scheibendurchmesser glich ungefähr dem in Fig. 5. Die vier jungen Arme sind minimal, denn das Thier hat eine Theilung unlängst überstanden. Von den drei grossen Armen ist der eine seitliche um etwa ein Drittel kleiner als die beiden anderen, benachbarten (die Ungleichheit deutet wohl auf die Abstammung aus der alten und der regenerirten Hälfte bei einer früheren Theilung hin). In dem einen der grossen Arme, dem seitlichen, sind beide Geschlechtsdrüsen stark entwickelt mit fast gleichem Umfange; im mittleren ist die dem vorigen Arme anliegende eben so gross wie die besprochenen, die andere ungefähr um die Hälfte schwächer. Im dritten der drei grossen Arme, jenem kleinsten unter ihnen, ist nur von der einen Geschlechtsdrüse eine geringe Spur zu bemerken, von der nämlich, welche der letztgenannten schwach entwickelten benachbart ist; die andere, welche an die in der Regeneration begriffene Körperhälfte anstösst, fehlt noch gänzlich. Fasst man als die Bedingung der Erzeugung von Geschlechtsproducten einen gewissen Ueberschuss des Körpers an Nahrungs- und Bildungsstoffen nach vollendeter morphologischer Ausbildung, so findet die Vertheilung der Geschlechtsorgane bei unserem Seestern in diesen beiden Factoren sehr wohl ihre

Digitized by Google

Erklärung. Die beiden grössten Arme nämlich, auch der, welcher der neu zu bildenden Scheibenhälfte anliegt (der zuerst erwähnte also), sind in allen Beziehungen weit genug ernährt und entwickelt, um einen ihnen weiter zugeführten materiellen Ueberschuss zur Production von Geschlechtsstoffen zu verwerthen, und der letztere wird durch seine hohe Ausbildung auch noch befähigt, trotz einer gewissen Entziehung von Material für die Herstellung von Narbengewebe und dergleichen die seinem Alter entsprechenden Geschlechtsstoffe zu liefern. Nicht so der dritte, der kleinste der grossen Arme, welcher durch die Berührung mit der jungen Scheibenhälfte von dieser ebenfalls in materielle Mitleidenschaft gezogen wird. Wenn dieser Arm bei seinem noch weniger vorgeschrittenen Wachsthum an und für sich schon in seinen geschlechtlichen Leistungen hinter jenen ersten zurückstand, daher sie sehr leicht gestört werden können, so zeigt sich ganz klar, wie an der Seite, welcher eine gewisse Quantität von Bildungsmaterial zum Aufbau der jungen Körperhälfte entzogen wird, d. h. an der dieser Hälfte anliegenden Seite, auch dieses Minus die sonstige Verwendung dieser Ueberschüsse, zur Geschlechtsproduction nämlich, vereiteln muss; daher denn an dieser Seite die geforderte Genitaldrüsenanlage gänzlich unterdrückt und gehemmt ist. So wird es verständlich, wie zwar die Regeneration der fehlenden Körperhälfte nach der Theilung die Geschlechtsproduction beeinflussen kann, indem sie die sonst dieser zufliessenden Bildungsstoffe des Körpers für sich beansprucht und ihr entzieht, — wie aber umgekehrt die Ausbildung der zehn völlig radiär angeordneten Genitaldrüsen die in der Theilung ausgesprochene Bilateralität aufheben oder vorher ihr Mangel sie bedingen soll (was doch die von Lütken angenommene Wechselwirkung zwischen der Erzeugung der Geschlechtsproducte und der Theilung, oder der von ihm so betonte Generationswechsel verlangt), dafür finde ich keine Erklärung. Ich kann auch dem hier von Lütken gemachten Einwurf, welcher ein Urtheil über die Ausbildung der Genitaldrüsen verbietet, ausser nach geliefertem Nachweis völliger Reife der Geschlechtsproducte bei frischen Thieren, nicht die Bedeutung beilegen, die er ihm giebt. In dem beschriebenen Asteracanthion, einem Spiritusexemplar, waren die grössten prall gefüllten Geschlechtsdrüsen 2,5 Cm. lang und ihre Schläuche bis 0,5 Cm. dick, die kleinste Anlage einer solchen Drüse maass kaum so viel an Länge, wie jene an Dicke, und diese kam bei ihr nur auf 0,1 Cm.; die vier jungen Arme aber waren, wie gesagt, minimal, nicht über 1,5 Cm. lang. Die temporär sehr schwankende Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Stachelhäutern erlaubt schwerlich anzunehmen, die Drüsen sollten auf demselben Stadium verharren oder sich zurück-

Digitized by Google

bilden (für welch' letztere Hypothese gar kein Grund vorliegt), bis die jungen Arme annähernd zur Grösse der alten herangewachsen wären. Vielmehr wird mit der Ausbildung der jungen Arme, wie alle Functionen, so auch die Geschlechtsthätigkeit in der alten Hälfte ihren continuirlichen, wenn auch verlangsamten Fortgang nehmen, die grossen Drüsen werden ihre Producte entleeren, während die kleinen sie reifen lassen. Von einem wechselseitigen sich ausschliessen zwischen geschlechtlicher Zeugung und Regeneration kann also wohl schon nach diesem Beispiele nicht die Rede sein. Eben so bestimmt wird eine solche Wechselwirkung verneint zwischen der geschlechtlichen Zeugung und der Theilung selbst, durch die Befunde an meiner Ophiactis. Sie bestätigt keineswegs das von Lütken gefundene Gesetz, dass die Theilung sich auf die kleinen Exemplare beschränke. Im Gegentheil zeigen sich gerade die grössten (die Maassverhältnisse s. Th. I, p. 419) theilweise dreiarmig, wie denn alle mir vorliegenden Altersstufen an der Möglichkeit eines solchen Habitus participiren. Andererseits ist z. B. die Geschlechtsdrüse Th. I, Fig. 43 einem ziemlich kleinen Individuum entnommen. Da meine Thiere während der Wintermonate in Neapel gesammelt sind, lassen sie im Allgemeinen nur sehr kärgliche Entwicklungsstufen ihrer Zeugungsdrüsen wahrnehmen; gewöhnlich findet man gar nichts, und jene Figur stellt bereits eine der entwickeltsten Formen dar, vielleicht von einem Individuum, welches gerade zuletzt im März eingefangen wurde. Wie dem auch sei, die gegebenen Beispiele werden darthun, dass Theilung und geschlechtliche Zeugung ganz unabhängig von einander ihren Weg gehen, abgesehen von der oben erläuterten Rivalität in der Annexion von Bildungsmaterial. Der Generationswechsel soll daher von jetzt ab völlig aus dem Spiele gelassen werden.

Nehmen wir also die Untersuchung der Theilungserscheinungen wieder auf! Die auch hier noch immer offene Hauptfrage, ob die Theilung eine willkürliche sei oder von zufälliger Verletzung herrühre, wird wiederum durch die schon angeführten Worte Kowalewsky's im Sinne der ersten Eventualität beantwortet (III): »Die Theilung der Seesterne beobachtete Referent schon im Jahre 1866 im Golf von Neapel an einer kleinen Ophiure, Ophiolepis«. Es ist schon zu Anfang dieser Arbeit (Th. I, p. 419) erörtert, dass unter der Ophiolepis vielmehr unsere Ophiactis virens zu verstehen sei.

Unter den 150 — 180 Exemplaren, welche ich von der Ophiactis erhielt, ist erstens kein fünfarmiges (abgesehen von den Regenerationsstadien, wo erst zwei junge Armanlagen als Höcker äusserlich sichtbar sind, s. D), zweitens nur ein einziges, an welchem ich keine Spur der Heteractinie mehr finden konnte, und zwar ein sehr grosses von etwas

Digitized by Google

mehr als 3 Mm. Scheibendurchmesser. Daraus geht hervor, dass die Theilung bei dieser Species sehr verbreitet sein muss. In Betreff des zweiten Punctes, des Unterschiedes zwischen wirklich gleichmässigen Thieren und solchen, welche noch Spuren der Theilung an sich tragen, scheint man bisher nicht genau genug zu Werke gegangen zu sein. Es reicht für erstere nicht aus, dass die Grössen- und Reliefverhältnisse in jedem Radius dieselben seien, sondern es darf auch keine Verschiedenheit der Farbe die Körperhälften trennen. Letzteres Merkmal kommt mir als untrüglichstes vor, da auch bei sonst sehr regelmässigen Thieren fast immer der dunklere, lebhaftere Ton der Scheibe am Armbeginn die ältere Körperhälfte verräth.

Theilung und Wiederergänzung kann in jedem Lebensalter stattfinden von denen, welche ich vorhatte. Die Scheibendurchmesser schwankten bei meinen Thieren zwischen kaum 1,2 und etwas mehr als 3 Mm. Innerhalb dieser Grenzen fand ich alle Grössenstufen bald äusserlich dreiarmig (was auf kurz vorhergegangene Theilung hinweist), bald mit kleinen Armknospen, bald annähernd gleichmässig. Daraus schon eine Wiederholung der Theilung bei demselben Thiere zu folgern, halte ich für unstatthaft; der Schluss kann höchstens zu einer gewissen Wahrscheinlichkeit führen (s. H).

Die Theilung scheint fast immer so vor sich zu gehen, dass das sechsarmige Thier in zwei dreiarmige zerfällt. Ich habe unter den halbirten Thieren nur ein einziges Exemplar mit zwei Armen angetroffen, unter den sechsarmigen aber nicht eins mit zwei alten und vier jungen Armen; überall war die Armzahl der Körperhälften dieselbe. Da nun Thiere mit verletzten Armen und regenerirten Armspitzen beinahe noch gewöhnlicher sind als unter den Seesternen, da also gewaltsame Eingriffe von aussen massenhaft eintreten, so könnte man vielleicht auch bei jenem zweiarmigen Thiere den gewaltsamen Verlust des dritten Armes annehmen und die Theilung eines sechsarmigen Individuums in zwei dreiarmige als Gesetz aufstellen. Wenn ich nichtsdestoweniger der Regel keine allgemeine Gültigkeit beizulegen wage, so geschieht es zunächst aus Rücksicht auf Lütken's Angabe, wonach er bei Ophiothela isidicola auch Exemplare mit vier grossen und zwei kleinen Armen beobachtet zu haben scheint; mich bestimmen aber noch andere Gründe (das Nähere s. sub H), hauptsächlich die Vermuthung, dass die erste Theilung fünfarmige Thiere betreffen wird. Gleichwohl wird man mir es schwerlich verargen, wenn ich bei der Ausnahmestellung der ungleichmässigen Theilung mich in der Untersuchung vorerst nur an die in Bezug auf die Armzahl gleichmässige halte.

So scheinbar regelmässig nun die Theilung die Ophiactis zu zer-

Digitized by Google

legen scheint, so sehr verkehrt sich diese Regelmässigkeit bei genauerem Nachsehen in das gerade Gegentheil. Das geht so weit, dass ich auch nicht ein einziges Organsystem bei dem fertigen Thiere gefunden habe, welches nur einigermassen nach festem Gesetz sich schiede, die Theilung kann sämmtliche Organe nach völliger Willkür zerreissen. So werden in den meisten Fällen nur die beiden Zahnträger[1]) zwischen den bleibenden Armen erhalten, die seitlichen aber (seitlich am getheilten Thiere) zeigen alle möglichen Stufen der Erhaltung oder Verletzung. Bald ist einer vollständig conservirt, bald beide; meist sind beide beschädigt, indem bald ein Mundstück zerbrach, bald einzelne Zähne mit fortgerissen wurden, bald der Torus mit der ganzen Zahnsäule und der Zahnmuskulatur sich ablöste. Von den seitlichen interradialen aboralen Muskeln können beide oder nur einer mit in die eine Körperhälfte in der Theilung hineingenommen, sie können auch geradezu zerrissen werden, wo dann die Fasern nur mit einem Endpuncte an einem Mundeckstück haften. — Nicht besser geht's den Wassergefässen. Die einzelnen Hälften enthalten bald zwei, bald drei, bald vier Poli'sche Blasen mit dem entsprechenden Stück des Ringcanales. Der (bezw. ein) Steincanal kann zwischen den Armen liegen, er kann direct in die Theil- oder Bruchfläche fallen, mit partieller Verletzung der Madreporenplatte, welche dann unmittelbar nach der Theilung in die Vernarbung mit hineingezogen wird. Das Schicksal des Steincanals theilt das Herz, das des Wassergefässrings der Nervenblutring und der Magen, nach welchem wieder die Rückenhaut der Scheibe sich richtet. Deren Bauchhaut bleibt so weit an der Hälfte erhalten, als sie zur Bedeckung der Poli'schen Blasen nöthig ist, falls deren mehr als zwei übrig. So bleibt nichts, was bei der Theilung ein festes Gesetz erkennen liesse.

Diese Resultate habe ich gewonnen nicht etwa durch Untersuchung eben durch Theilung frei gewordener Körperhälften, denn von denen fand ich kaum eine oder zwei. Vielmehr genügt es, schon in der Regeneration begriffene Thiere in ausführlichen Schnittreihen zu studiren, da sich denn bald, wie wir sehen werden, die Organe des alten Theiles von denen des jungen unterscheiden lassen. Dieses ist, wenn man nicht über unbegrenztes Material gebietet, der einzige, aber auch, wie ich glaube, bequemste und sicherste Weg, um über die Theilungsverhältnisse zur Klarheit zu kommen.

1) Unter Zahnträger verstehe ich (um der Einfachheit des Ausdrucks willen) zwei benachbarte Mundeckstücke verschiedener Arme mit ihren Toris, Zähnen und Deckplatten.


Digitized by Google

### B. Abschluss der Körperhälfte zum Individuum. Die nächsten Vorgänge nach der Theilung. Ursachen der Regeneration.

Meinem Material gemäss betrachte ich eine Hälfte kurz nach der Theilung. Hier finden wir an der Theilungslinie, einem gerade aufwärts strebenden, nach oben convexen Bogen, zwischen den Organen folgende neuen Verbindungen: Die Magenwand hat sich mit der Rückenhaut unmittelbar im ganzen Bogen oben und seitlich vereinigt, ihre Zotten ragen grossentheils unter dieser hervor oder schlagen sich selbst über sie hinauf. Die Leibeshöhlenwand, welche die inneren Flächen von Magen und Rückenhaut bekleidet, lässt ihre beiden Blätter an der ganzen Theilungslinie dicht unter der Vereinigungsstelle jener beiden verkleben, so dass der Mesenterialsack jetzt hier seinen völligen Abschluss findet; ich sagte »verkleben«, denn die neuen Verbindungen sind kaum mehr als reine Verklebungen, von einer gewissen Verdünnung und Erweichung der Scheibenrückenhaut in der nächsten Umgebung der Theilungslinie begleitet, ohne Vermittelung eines eigentlichen, neu erzeugten, fibrillären oder zelligen Narbengewebes. An den beiden Seiten des neuen Schliessungsbogens kommen dadurch, dass die Mundeckstücke zerbrachen, die verklebten blinden Enden des Wassergefäss- und Blutnervenringes auch dann unmittelbar aneinander, wenn sie eigentlich der Richtung der Theilungsebene nach von einander abstehen müssten. Ueber sie weg zieht sich die untere Magenepithelgrenze, welche auch hier der seitlichen Abdachung des Scheibenrückens die Hand reicht. Wo aber an den unteren Partien der Magen zum Verschluss nicht mehr zulangt, kommt eine zellige Wucherung der Hautknochen zu Hülfe, welche die blossgelegten, ursprünglich inneren Flächen von Knochen, Muskeln etc. bedeckt. Dieses zellige Narbengewebe offenbart grosse Neigung, mit den alten anliegenden Organen, z. B. den Zähnen oder den Deckknochen der Mundeckstücke, sich fest zu verbinden. Ich verweise etwa auf Fig 14 und Theil I, Fig. 14, welche beide von demselben Thiere herstammen. Der Zahn der linken Säule (einer der untersten) ist in letzterer Figur mit dem schon etwas vorgerückten Narbengewebe verschmolzen, in Fig. 14 *C* ist dagegen die linke Säule völlig frei, wahrscheinlich weil hier in der oberen Partie das Spiel des Mundsaugers hindernd dazwischentritt. Am stärksten ist die Verschmelzung etwas unterhalb der Schnittebene von Fig. 14 *C* in *B*. Dass durch solche Verklebungen die äussere Seite der betroffenen Zahnsäule zum Kauen untauglich gemacht wird, ist klar, ebenso aber auch die Unschädlichkeit einer solchen Verklebung, da ja der betroffenen Seite des



Digitized by Google

Zahnträgers kein ebensolcher gegenübersteht, an welchem er sich kauend reiben könnte. Diese Verbindungen sind übrigens nicht blosse Aneinanderlagerungen und Verklebungen, sondern völlig organische Verschmelzungen, mit Vernichtung des Epithels der Contactfläche, wie ein Blick auf die betreffende Stelle von Fig. 14 sofort zeigt.

Haben alle diese Neuerungen die isolirte Körperhälfte formell als Individuum abgeschlossen, so gesellen sich einige Verschiebungen hinzu, um die durch die Theilung gestörten Lebensthätigkeiten und die dabei betheiligten Organe in eine für die Sonderexistenz nothwendige Gestalt umzusetzen. Das Organ, dessen Unfähigkeit zur fortgesetzten Erfüllung der ihm zufallenden Functionen in der durch die Theilung bedingten Gestalt sofort erhellt, ist der Magen. Dieser halbe Sack mit weit klaffender Oeffnung ist weder geschickt, das von der Mundhöhle, welche durch je eine oder ein Paar Zahnsäulen auf jeder Seite (je nachdem zwei oder vier mit in die Körperhälfte übergenommen waren) als echte bilaterale Höhle hergestellt ist, gelieferte Nahrungsmaterial in seinen Hohlraum einzuleiten, noch auch zu halten. Die jetzt vor allen Dingen nöthige Umbildung läuft daher darauf hinaus, die Theilungslinie oder die neue Körperbegrenzung am Rücken und an den Seiten zu contrahiren und so die Mund- oder Magenöffnung zu verengern. Eine solche Verengerung kommt zu Stande theils durch Wucherung der weichen Hauttheile an der Berührungslinie von Darm und Rücken, theils durch Zusammenbeugung der Rückenhaut, welche hauptsächlich durch den folgenden Factor bedingt wird, theils endlich eben durch diesen Factor, das ist die Erweiterung des Winkels, welchen je zwei Nachbararme bilden, von 60° auf annähernd 90° (Th. I, Fig. 15). An dem so umgeformten Munde oder Mageneingange wird die die eine oder die zwei anliegenden äusseren Poli'schen Blasen bedeckende Haut (falls deren drei oder vier erhalten waren), als Wulst an der entsprechenden oder an beiden Seiten vorragen.

Durch eine solche Umgestaltung des Mundes ist die Körperhälfte der radiären Ophiure factisch in ein bilaterales Individuum übergeführt; vorn liegt der Mund, die Längsachse des Körpers fällt mit dem unpaaren Arme zusammen, die übrigen Organe gruppiren sich symmetrisch zu beiden Seiten. Diese zweiseitige Gestalt wird endlich vervollkommnet und vollendet durch eine höchst interessante Bildung, welche zugleich zeigt, wie unabhängig von allen morphologischen Gesetzen die Histologie in den Dienst jeweiliger physiologischer Forderungen tritt. Die Mundöffnung entwickelt nämlich auf jeder Seite eine Art von Lippe, oder doch einen Muskel, dessen Wirkung der einer solchen Lippe gleichkommen muss (Fig. 14 *M. lb*). Dieser Muskel setzt an den äusseren, freien

Digitized by Google

Seiten der seitlichen, äusseren Mundeckstücke an und zieht von hier gegen die Mitte des Schliessungsbogens der Mundöffnung, also aufwärts, ohne dabei diese Mitte (welche in der Längsachse des Körpers dem unpaaren Arme gegenüberliegt) völlig zu erreichen. Wenn dabei Reste der in der Theilung zerrissenen interradialen aboralen Muskeln da waren, so kann die Bildung der neuen erst noch zarten und diffusen Fasern von den restirenden ausgehen; doch können auch die letzteren ganz unbetheiligt bleiben, indem sie im Acte der Theilung aus ihrer Richtung herausprallten, sich an die Längsseite ihres Mundeckstückes anlegten und hier haften blieben (Fig. 12). Dass aber in den beiden Lippenmuskeln nicht etwa bestimmte morphologische Anlagen für die neue Körperhälfte zu vermuthen, zeigt der Verfolg der Schnitte in Fig. 14. Die morphologische Anlage, welche in den Muskeln der Lippe nur enthalten sein könnte, wäre die von zwei neuen angrenzenden interradialen aboralen Muskeln. Solche sind in ihnen nicht zu sehen, wie der Umstand beweist, dass sie nach Angabe jener Schnitte nicht auf zwei Ballen sich zusammendrängen, sondern von den sogleich hinzukommenden neuen Gefässsprossen ganz willkürlich und unregelmässig zerklüftet werden.

Es handelt sich nunmehr darum, in dem so hergestellten bilateralen Organismus den Ursachen nachzuspüren, welche ihn durch Regeneration der fehlenden Hälfte zum radiären Typus zurückführen. Die Frage fällt offenbar zusammen mit der, warum das Thier, wie es sich jetzt gestaltet hat, nicht im Stande sei, in dieser Bilateralität, welche doch, wie die That beweist, völlig lebensfähig ist, zu verharren; und man wird sie weiter so zuspitzen können, dass man untersucht, welches Organsystem in dem bilateralen Thiere eben durch die Bilateralität aus dem Gleichgewicht gebracht sei, in welches es nur durch Regeneration der fehlenden Hälfte zurückkehren kann[1]. Dem Magen ist sol-

1) Streng genommen ist es kaum ein ganz berechtigter Versuch, ein besonderes Organ als Träger der Regeneration auffinden zu wollen; denn gerade darin, dass sich hier der ganze Körper unmittelbar betheiligt, besteht der Unterschied von der Ontogenese, bei welcher der Eierstock allein das Material liefert, aus dem sich der neue Organismus, frei und unabhängig von der Mutter, gewissermassen aus sich selbst erzeugt. Auch lässt schon die fortwährende Continuität zwischen den Organen der alten Körperhälfte und denen der neuen im einzelnen erwarten, dass sie alle (die Genitalien etwa ausgenommen) gemeinsam die neue Hälfte aufbauen. Und eine solche Vermuthung wird, wie die weitere Entwicklung darlegt, keineswegs getäuscht. Gleichwohl wird man in der alten Körperhälfte die einzelnen Organsysteme darauf prüfen können, welches von ihnen am meisten durch die Theilung alterirt und aus dem Gleichgewicht gebracht wurde, daher es zunächst für die Regenerationsvorgänge die Initiative übernimmt.



Digitized by Google

ches kaum nachzusagen; mit der Ausbildung des Mundes hat er eine sehr wohl denkbare und gebräuchliche Form angenommen, wie z. B. manche rhabdocoele Strudelwürmer sie aufweisen [1]. — Die Geschlechtsorgane sind sicher auszuschliessen aus oben erörterten Gründen, — ebenso natürlich die starren Hautbedeckungen, — der Leibeshöhle muss wohl ein gewisser Einfluss zugesprochen werden. Aehnlich wie ich oben (Cap. I) die Vorwölbung des Rückens bei ihrer Spitze beraubten und vernarbten Seesternarmen auf den andrängenden Strom und Druck des Leibeshöhleninhalts reducirte, so kann man sich denken, dass die Flüssigkeit im Mesenterialsack der Ophiactis bei gewissen Bewegungen des Magens und der Arme gegen die Verbindungslinie von Rückenhaut und Magen (die Theilungslinie) angedrängt wird und diese vor sich herschiebt, bis ein Gleichgewicht nach allen Seiten hergestellt ist. Doch genügt ein solcher Ausgleich nimmermehr, um das Detail der neuen Hälfte zu construiren. Inwiefern die Bewegungen der Leibesflüssigkeit, namentlich durch die Krümmungen der Arme und den dabei aus ihnen hervordringenden Strom veranlasst, bei der Regeneration mitwirken, wird sich später ergeben [2].

Ganz anders das Wassergefässsystem mit der Fülle in ihm selbst liegender, innerer bewegender Kräfte, den contractilen Blasen und den Sphincteren der Armstämme, vor allem mit den volumsschwanken Tentakeln und mit der daraus folgenden Energie der Propulsation! Hier lässt sich theoretisch wie empirisch die Gleichgewichtsstörung unschwer erkennen. Theoretisch zunächst aus der durch die Theilung gegebenen Form und den dadurch bedingten Widerständen und localen Kraftüberschüssen. Der Körperhälfte wird bei der Theilung das Wassergefässsystem überliefert als ein Halbkreis (natürlich ein Halbkreis mit den Abweichungen, welche den Wassergefässring vom mathematischen

1) Der Magen erlangt ausser der indirecten Betheiligung, dass er durch Verdauung und Ernährung die ganze Weiterführung des Organismus, und damit auch der Regeneration, unterhält, einen directen Einfluss erst allmälig, nachdem der überwachsende Rücken für eine Erweiterung nach vorn ihm Raum geschaffen hat.

2) Den Einwurf, der Austritt von Flüssigkeit durch die Genitalspalten müsse die Wirkung solcher Bewegungen vereiteln, glaube ich durch die Vermuthung widerlegen zu können, dass durch die Genitalspalten zwar Seewasser ein-, aber nicht Leibesflüssigkeit austreten möge. Der weiche Mesenterialüberzug im Innern, die ansitzenden Bänder zum Magen und dergl. wirken, denke ich, wie ein Ventil, welches bei Druck von innen sich schliesst, bei Druck von aussen sich öffnet. Die Analogie der übrigen Stachelhäuterclassen, bei denen eine so freie Communication zwischen Seewasser und Leibesraum nicht statthat, scheint mir die absolute Durchgängigkeit der Genitalspalten für beiderlei Richtung geradezu zu verbieten, da dadurch in kurzer Zeit jede Differenz zwischen dem innern Fluidum und dem Seewasser völlig ausgeglichen werden müsste.

Digitized by Google

Zirkel entfernen) mit daranhängenden zwei bis vier Poli'schen Blasen und drei Armstämmen (von den indifferenten Schläuchen der Leibeshöhle ganz abgesehen). Der Halbkreis wird an seinen beiden Enden durch Verklebung der Wände leicht geschlossen. Die nächsten Veränderungen, welche bei der Umbildung der Körperhälfte zum selbständigen Individuum mitwirken, nähern die Enden des Halbkreises einander ein wenig, so dass der frühere Halbkreis etwas mehr von einer Kreisperipherie einnimmt. An diesem Peripheriestück ist endlich noch ein Steincanal (oder mehrere) zu verzeichnen, welcher bald gegen die Mitte, bald an einem Ende einsetzt. Was wird jetzt die Folge sein, wenn die bewegenden Kräfte innerhalb der Wandungen des Systems zu spielen anfangen und den flüssigen Inhalt in Circulation versetzen? Ich will mich beispielsweise nur an die ergiebigsten Factoren halten, an die Poli'schen Blasen. Von diesen aber brauche ich auch blos die zwei zwischen den Armen, da die endständigen, wenn sie da sind, auch nur in demselben Sinne zu wirken vermögen. Lasse ich diese beiden Poli'schen Blasen sich contrahiren und ihren Inhalt in den Ring hervortreiben, so muss aus jedem der beiden Ausflussrohre ein doppelter Wasserstrom in dem Ringe erzeugt werden, der eine gegen die andere Blase gerichtet, der andere nach der entgegengesetzten Seite nach den Enden des Ringes zu. Die beiden gegen einander gerichteten Ströme werden bei gleichzeitigen und gleich starken Bewegungsursachen offenbar am Ansatz des mittleren Armes aufeinander prallen, sie werden in dessen Wassergefässe ausweichen und sie nach Möglichkeit füllen, wozu bei der Enge der dortigen Gefässbahnen und bereits normaler Schwellung der Tentakeln nicht viel gehört. Es liegt in der Natur der Sache, dass durch die rasche gegenseitige Beeinträchtigung die beiden gegeneinander gerichteten Ausflussströme der Poli'schen Blasen quantitativ schwächer sein müssen als die nach den Enden abfliessenden. Auf diese aber kommt's mir hier lediglich an. Sie werden theils in die seitlichen Arme sich abzweigen, theils sich fortsetzen bis zu den verklebten blindgeschlossenen Enden hin. Wäre, wie beim vollständigen Thiere, der Ring geschlossen, so würden sie weiter gehen und sich in der Mitte des Schliessungsbogens treffen, um sich dort in den Appendices auszugleichen. In unserem Falle aber kann ihre Wirkung keine andere sein, als ein Stoss gegen die blinden Enden, mit dem Bestreben, sie wiederum zu öffnen und die überschüssige Flüssigkeitsmenge aus dem Gefäss in die Umgebung zu ergiessen.

Man braucht keineswegs bei diesem Beispiel stehen zu bleiben und die beiden Poli'schen Blasen sich contrahiren zu lassen. Die Contraction jeder einzelnen muss dieselbe, wenn auch schwächere Wirkung

Digitized by Google

haben. Immer wird der Strom beim Eintritt in den Ring sich theilen, jeder Einzelstrom wird an jeder Stelle, wo der Ring eine Röhre aufnimmt, eine Trennung erleiden in zwei Ströme, von denen der eine in den Appendix eintritt, der andere im Ringe weiter verläuft, immer aber wird er mit einer wenn auch noch so schwachen Componente am entsprechenden blinden Ende des Ringes anlangen und einen Stoss dagegen führen. Dasselbe, was von der Contraction einer Poli'schen Blase gesagt ist, gilt von jeder Ursache, welche einen Flüssigkeitsstrom in den restirenden Theil des Gefässringes hineintreibt, d. h. von jeder Contraction eines Tentakels, eines Sphincters, von jeder Armkrümmung, jeder Kau-, ja beinahe von jeder Körperbewegung. Fasst man die ganze Summe dieser Einzelkräfte in's Auge, so leuchtet ein, mit welcher Heftigkeit die beiden aus ihnen resultirenden Ströme gegen die blinden Enden des Wassergefässringes anstossen müssen. Und hierin liegt, wie sich weiter zeigen wird, die hauptsächlichste Ursache für einen schnellen Ausfluss brauner (Lymph-)Körperchen aus den durchbrochenen Enden, für die Herstellung eines Schliessungsbogens, für die Anlage neuer Poli'scher Blasen und Armstämme, kurz für die ganze Regeneration und ihren raschen Eintritt und Fortschritt.

Dieser Stoss gegen die blinden Enden des Wassergefässringes wird natürlich nicht etwa durch den besonderen Fall aufgehoben oder verändert, in welchem die Theilungslinie den Ring so gekreuzt haben könnte, dass dessen Rest nicht mit blindgeschlossenen Zipfeln endete, sondern direct in eine Poli'sche Blase (oder einen Steincanal) umböge. Auch hier muss jeder ankommende Strom bei seiner Ablenkung in die Blase oder aus dieser heraus eine Componente übrig lassen, die gegen das Knie, welches das Ringende mit dem Blasenausführgange bildet, drückt. (Dasselbe betrifft den Steincanal.)

Wären die bei der Theilung durchgerissenen Ringenden offen geblieben, nicht verklebt, so müsste aus den Ueberschüssen und Stössen der hier ankommenden Ströme der sofortige Ausfluss massenhafter Lymphzellen folgen. Die Verklebung gestattet indessen nur einen allmäligen Durchbruch und setzt zunächst den Stössen einen gewissen Widerstand entgegen. Dieser Widerstand wird eine Steigerung des Druckes in den anliegenden Partien des Wassergefässsystems bewirken.

Aus diesen theoretisch gewonnenen Factoren, dem Stoss gegen die blinden Ringenden und dem erhöhten Druck in der Umgebung, erwachsen practisch folgende von mir beobachtete Veränderungen:

Erstens: Erweiterung eines Steincanales, welcher gerade an dem abgerissenen Ringende sich ansetzte (Th. I, Fig. 47). Während sonst

Digitized by Google

dessen Lumen ein sehr mässiges und gleichförmiges bleibt, hatte es sich hier unregelmässig gedehnt.

Zweitens: Sehr erhebliche Ausbauchungen und Erweiterungen der Tentakelwassergefässe in den ersten (Scheiben-) Gliedern der seitlichen Arme an der äusseren Seite bei Körperhälften, denen nur die beiden Poli'schen Blasen zwischen den drei Armen geblieben waren, daher die Drucksteigerung hier zunächst diese Stelle ergreifen musste. Die Wirkung war so mächtig gewesen, dass die Gefässe die Wirbelknochen durchbrochen hatten, wobei freilich zu berücksichtigen ist, dass die Wirbel hier, wo die Verbindung mit der Rückenhaut noch fehlt, am schwächsten sind. Die neue Körperhaut, welche die Bauchfläche verschliesst, lag den Wirbeln dicht an, so dass (im Horizontalschnitt) von den Wirbelkörpern, ihren äusseren Fortsätzen und der Haut Vierecke gebildet werden, welche die Zwischenwirbelmuskeln einnahmen. In diese hinein hatten sich die Gefässausbauchungen gedrängt, die Muskeln fast zerstört und den Raum lediglich für sich in Besitz genommen. Ich würde von diesen sehr klaren Verhältnissen Abbildungen gegeben haben, wenn es mir verstattet wäre, nach Belieben Farben zu benutzen; dann würden nämlich Wirbel, Haut etc. carminroth, die Lymphzellen aber in den Gefässerweiterungen noch rein gelb und ungefärbt ausfallen.

Drittens: Die verklebten blinden Enden des Wassergefässringes werden bald durchbrochen, und es erfolgt ein massenhafter Austritt von Lymphzellen (und unsichtbarer Flüssigkeit).

Ganz ähnliche Consequenzen, wie sie die Theilung für das Wassergefässsystem setzte, müssen auf die Blutgefässe wirken, wenn auch ungleich schwächer, da hier die propulsatorischen Kräfte viel mehr in anderen Organen liegen, die Gefässe selbst aber sich passiv verhalten. Nichtsdestoweniger wird auch hier jede Bewegung der Blutflüssigkeit auf einen Stoss gegen die blinden Enden des Ringes hinauslaufen. Empirisch konnte ich keine denen des Wassergefässsystems entsprechenden Veränderungen nachweisen, theils wegen der Zartheit der Wandungen, theils wegen des Mangels an zelligem Inhalt, theils wegen der sicher viel schwächeren Ausprägung.

Ob endlich auch beim Nervensystem etwaige Nervenströme eine Erweiterung des offenen Nervenringes über die Endpuncte hinaus verlangen, ist vor der Hand nach der jetzigen Unklarheit der Wissenschaft über die Thätigkeit dieses Gewebes schwerlich eine discutable Sache. Vom practischen Gesichtspuncte aus genügt es, die Nervenstränge als einen Theil der Wandung der Hauptblutbahnen aufzufassen und ihre Ausbildung von deren Fortschritten abhängig zu machen.

Digitized by Google

C. Entstehung der Schliessungsbögen der Gefässringe.

In kurzem geschieht durch den fortwährenden Stoss gegen die blinden Enden des Wassergefässringes der Durchbruch der Verklebungsstellen. Unmittelbare Folge davon ist massenhaftes Ausströmen der beweglichen (amöboiden) Lymphzellen. Wohin werden nun diese, so fragen wir, gelangen? Die Enden des Wassergefässringes staken, einander zugekehrt, eng eingeklemmt in einem Raume, welcher begrenzt wird nach aussen theils durch die Magenwand und die Rückenhaut der Scheibe an ihrer seitlichen Verklebungsstelle, theils durch das blinde Ende des Blutnervenringes, welches an derselben Stelle sich mit jenem verbindet, nach innen durch die beiden Blätter der Leibeshöhlenwand oder des Mesenteriums, das Magenblatt und das Hautblatt, welche hier durch neu geschaffene Verbindung ineinander umbiegen. Der Raum zwischen den beiden blinden Enden des Gefässringes wird ausgefüllt durch die obere Schlusslinie des Mundes, einen Bogen, der anfangs vertical nach oben sah, dann aber mit seiner Spitze schräg nach oben und vorn gerichtet wurde. Ursprünglich war der Bogen identisch mit der Verwachsungslinie von Magen und Haut, welcher innen die gleiche der beiden entsprechenden Mesenterialblätter unmittelbar folgte; nachher bildeten sich aus dem Narbengewebe zwischen Haut und Magen die beiden Lippenmuskeln. Erfolgt jetzt aus den einander zugerichteten Enden des Wassergefässringes der Austritt der Lymphkörperchen, so drängt er die Umbiegungsstelle des Mesenterialsackes, zunächst von der Seite her, von der Haut (dem Scheibenrücken) und den Lippenmuskeln ab und ergiesst sich in den so geschaffenen Raum. Das einfachste würde nun sein, den Erguss von beiden Seiten her bis zur Berührung in der Mitte fortschreiten zu lassen, wodurch der Schliessungsbogen geschaffen und der Wassergefässring wieder vervollständigt wäre. Einem solchen einfachen Fortgange der Durchbohrung und Erweiterung jenes Raumes tritt ein Umstand hindernd entgegen, das ist die sofortige Gerinnung des Wassergefässinhalts in diesem Raume. Der Grund dafür liegt vermuthlich in der Contactwirkung, welche von den Wänden ausgeht; denn keine dieser Wände kommt unter normalen Verhältnissen, wie sie der ausgebildete Organismus setzt, in Berührung mit dem Inhalt der Wassergefässe oder dem sehr ähnlichen der Leibeshöhle. Die geronnenen Massen der Lymphzellen erfüllen zunächst in einzelnen langgestreckten oder rundlichen Klumpen in völliger Unregelmässigkeit die subcutane Höhlung, welche sie selbst erst hervorriefen. Man erkennt in den Haufen (Fig. 14 *Pl*) noch die einzelnen Zellen, eingebettet in ein dichtes Plasma, welches ent-

Digitized by Google

weder von diesen ausgeschwitzt wird oder dem Serum der Wassergefässflüssigkeit seinen Ursprung verdankt. Die Klumpen nähern sich dadurch allmälig mehr den übrigen Gewebselementen, dass sie der Carminisirung immer zugänglicher werden. Nachher bekommen die Zellen Kerne oder werden selbst zu Kernen in homogener Grundsubstanz, sie schienen sich zu theilen und dergl. mehr; dadurch geben sie die Grundlage her für das gesammte Material der neuen Körperhälfte, mit Ausnahme vielleicht des Magens, des Mesenteriums, der interradialen aboralen Muskeln, der Tentakeln [1]), d. h. ihre Vermehrung liefert den Stoff vielleicht für alle Organe, sicher aber für die Haut, für sämmtliche Knochen, für die Stachel- und Zwischenwirbelmuskeln und für die oberen und unteren radialen Muskeln.

Während die ersten Gerinnungsklumpen so sich verändern, muss der Stoss aus dem Wassergefässringe immer neues Material an Lymphzellen zu- und an jenen vorbei- oder durch sie hindurchführen. Die neuen Massen werden an den geronnenen schon einen ihnen adaequateren Contactstoff finden, welcher sie zwar zunächst auch noch zur Gerinnung zwingen mag, aber doch mit weit weniger Energie als die viel heterogeneren Gewebe der ursprünglichen Wandungen; und allmälig wird ein neuer und neuer Nachschub so wenig von den Wänden beeinflusst werden, dass er ohne Gerinnung frei hindurchzugehen vermag. Damit ist endlich der Schliessungsbogen des Gefässringes hergestellt (Fig. 14 *V. an.* +), und die Ströme aus beiden Seiten der alten Körperhälfte können sich darin nach rechts und links ausgleichen. Inzwischen geht die Umänderung in den geronnenen Massen stufenweise weiter. Zuerst werden die ältesten in kernhaltiges Gewebe übergeführt, während die jüngeren deren schmutzig unbestimmte Färbung übernehmen u. s. f. — Der Schliessungsbogen ist, wie zu erwarten, anfangs unregelmässig und ausgebaucht, wie ich ihn oft bei früheren Stadien bemerkte, er bekommt indess bald ein überall gleiches Lumen (Fig. 14 *E. F*) und eine eigene Wandung. Wie diese sich bildet, kann ich nicht entscheiden; entweder wächst die des alten Gefässringes weiter aus, oder, was mir wahrscheinlicher ist, es werden Lymphzellen an die (ideelle) Wand angedrückt und zu Epithelzellen umgeformt, welche nach aussen eine Grundmembran, eine homogene Haut, ausscheiden.

1) Es wird sich weiter zeigen, dass alle diese Ausnahmen sehr problematischer Natur sind; für keine einzige kann die Ableitung aus dem Gewebe des erhaltenen Theiles desselben Organes bestimmt behauptet werden; es ist im Gegentheil gar nicht unwahrscheinlich, dass sie allesammt aus dem indifferenten Bildungsgewebe, welches die Lymphzellen liefern, entstehen. Nur die Möglichkeit der ersteren Entwicklungsform soll durch die Aufstellung für die angeführten Organe bezeichne werden.

Digitized by Google

Der ganze eben geschilderte Vorgang hat offenbar die allergrösste Aehnlichkeit mit einem apoplectischen Erguss bei Wirbelthieren, welcher ja auch allmälig in andere, zunächst indifferente Gewebsformen sich umbildet und nachher von Blutbahnen durchbohrt, »organisirt« wird.

Die Ermittelung der Vorgänge gelang mir nicht durch Verfolgung aller einzelnen Stufen, welche hier, wenn ich auch das Material gehabt hätte, immerhin bei der Unbestimmbarkeit der ursprünglichen Rissstelle des Wassergefässringes, bezw. Trübung durch Narbengewebe sehr verwischt sein mussten, sondern durch Prüfung von Schnittreihen nur wenig vorgeschrittener Entwicklungsstufen, welche die Reihenfolge der Veränderungen noch erkennen liessen. Beispielsweise halte ich mich an Fig. 14. Hier ist in *A*—*E* die Haut, wie ich's in der Anatomie öfters beschrieb, nur durch eine Cuticularschicht vertreten, welche allein den Durchbruch der Lymphmassen nach aussen (in's Seewasser) hinderte. Ihr liegen unmittelbar die ältesten Haufen geronnenen Wassergefässinhaltes an, welche schon in kernhaltiges Gewebe übergeführt sind. Darunter kommen, in *B*, *C*, *D*, stark getrübte Gerinnungshaufen, welche den Uebergangsprocess von den Lymphzellen her noch deutlicher zeigen; das Ganze eine schmutzig dunkle Masse, aus welcher die künftigen Kerne erst noch als dunklere Puncte abstechen, ohne der eigentlichen Carminisirung schon fähig zu sein. Zwischen- und unter- oder innerhalb von diesen Massen liegen dann Haufen von Lymphzellen, welche von den frischen in den Wassergefässen selbst sich kaum unterscheiden lassen. Noch weiter nach innen gegen den Schliessungsbogen hin sind die Lymphmassen bereits wieder zu kernhaltigem Gewebe geworden, obgleich man doch hier erst recht die wenigst veränderten Formen erwarten sollte. Das hängt jedoch zusammen mit der Entwicklungsstufe, welche wir vor uns haben. Während der Schliessungsbogen entstand, hat die Leibeshöhle an ihrer Verschlussstelle (der Umbiegung der Mesenterialblätter) nachgedrängt und das neue Gewebe ebenfalls zu einer Einbiegung, zu einer Scheidung in zwei Blätter veranlasst, wie sie in *D* und *E* deutlich sind. Im äusseren Blatt, nach der Haut zu, ist die geronnene Lymphe nur zwischen der Cuticula und dem Mesenterium eingeschlossen, und sie geht hier in ihrer Umbildung allmälig weiter, um der Cuticula wieder eine Epidermis und ein Hautskelet zu geben. Das innere Blatt, die Lippenmuskeln mit ihrer Haut und den Schliessungsbogen bis zum Mesenterium umfassend und dem Munde zugewandt, scheint die Lymphe schneller in kernhaltiges Gewebe umzuwandeln, vielleicht durch die energischeren Bewegungen, welche hier durch die Lippenmuskeln und den sich bildenden Schliessungsstrom

Digitized by Google

gegeben sind und eine entsprechend beschleunigte Gewebsbildung setzen.

Ganz ähnlichen Gesetzen, wie der durch die Theilung geöffnete Wassergefässring, unterliegt der Nervenring, dessen blinde Enden gleiche, wenn auch schwächere Stösse erleiden. Der geringeren Energie dieser Ströme und dem fehlenden Inhalt ist es zuzuschreiben, wenn die Entstehung des Schliessungsbogens (Fig. 14 *N. an.* +) geringere oder vielmehr nur minimale Veränderungen zu Wege bringt gegen die des Wassergefässringes. Dass bei der Theilung infolge der zerbrochenen äusseren Mundeckstücke die blinden Enden von Wassergefäss- und Blutnervenring unmittelbar aneinanderkommen, letztere natürlich mehr adoral, wurde sub B bemerkt. Wenn daher der Lymphstrom des ersteren Ringes sich Raum schafft zur Bildung des Schliessungsbogens, so wird es dem letzteren erlaubt sein, in dem jetzt erweichten Gewebe nachzudringen und auch einen Schliessungsbogen herzustellen. Die Nervenmasse folgt dabei, wie auch schon bemerkt, als untere, innere, adorale Wand der Blutbahn, sie unterliegt sehr schnell der histologischen Differenzirung aussen in Zellen, innen in Fasern.

So lagern denn Wassergefäss- und Nervenblutring in ihren Schliessungsbögen unmittelbar aneinander, wie es ihnen nach dem allgemeinen Schema der Echinodermen zukommt. Nichtsdestoweniger muss eine ganz geringe, aber für die Folge wichtige Abweichung dieser Lagerung von den Verhältnissen einer völlig entwickelten Ophiactis sogleich verzeichnet werden. Nach der Anatomie (Th. I, Cap. V) liegt sowohl der Nervenblut-, als der Wassergefässring in einer horizontalen Ebene, aber die des letzteren ist ein wenig höher gestellt als die des ersteren. Bei den ersten Stufen der Regeneration ist das Verhältniss fast umgekehrt, hier liegt der schräg aufsteigende Nervenschliessungsbogen mit dem Wassergefässringe an jeder Schnittstelle in gleichem Niveau, so jedoch, dass der breitere Nervenblutbogen das gemeinsame Niveau überragt. Diese Lagerung entspringt hauptsächlich aus der Verschiedenheit der Ebenen der alten Gefässringe und der Schliessungsbögen; die der ersteren ist horizontal, die der letzteren steigt schräg auf. Da so ein horizontaler Stoss an der Uebergangsstelle in den Schliessungsbogen eine Ablenkung nach oben erfährt, so muss eine Componente übrig bleiben mit dem Bestreben, die Ebene des Schliessungsbogens in die des Gefässringes, in die horizontale, zu schieben. In der That folgen beide Schliessungsbögen allmälig diesem Zuge, indem ihre Ebenen sich senken. Da aber diese Kraft in den Wassergefässen der grösseren Stromenergie zufolge die im Nervenblutringe überwiegt, so wird auch die Ebene des Wassergefässschliessungsbogens sich rascher senken

Digitized by Google

müssen als die des schwächeren Nachbars. So entsteht die beschriebene Abweichung.

Hier gedenke ich noch einer gewissen Schwierigkeit der Untersuchung. Wenn es schon in der Anatomie schwer oder unmöglich war, eine feste Grenze zwischen der Zellenschicht des Nervenringes und dem anstossenden Magen- (Schlund-) Epithel aufzufinden, so gelingt eine derartige Unterscheidung im jungen Schliessungsbogen des Nervenringes noch viel weniger, weder nach oben, nach dem Magen, noch nach unten, nach der Haut zu, und ich habe in Fig. 14 *E* und *F* die Grenzen des Bogens (nicht die seiner Ausstülpungen) zur Deutlichkeit schärfer markirt als es in den Präparaten der Fall war. Daraus scheint hervorzugehen, dass der Nervenbogen nicht vom Nervenring her etwa einwuchert; vielmehr dürfte der Blutgefässring sich zunächst für sich vervollständigen; gleichzeitig aber dürften die Spannungen der Nervenströme in den blinden Enden des Nervenringes die Zellenmasse und das Epithel zwischen dem Blutgefässbogen und dem Munde zur Umwandlung in die histologischen Nervenelemente zwingen. Dann gründet sich die Zusammengehörigkeit von Blut- und Nervenring nicht auf eine innere Abhängigkeit ihrer Functionen, sondern sie wäre mehr zufällig, wie sie dem verschiedenen Wesen beider Gewebsformen entspricht.

Die Betheiligung der noch unberücksichtigten Organe bei den besprochenen Umbildungen ist leicht einzusehen. Der Magen übt bei Füllung und Verdauung einen Druck aus auf seine Umgebung. Er dehnt sich daher bei der Entstehung weicher Gewebsmassen an der oberen Seite der Mundöffnung in diese hinein aus. Da die Bildung der Gewebsmassen von den Seiten ausgeht und ihre Quantität hier überwiegt, so erfährt auch der Magen an jeder Mundhälfte eine Aussackung (Fig. 14 *F*, nur rechts erst sichtbar), verharrt aber in der Mittellinie länger auf dem ursprünglichen Stadium, so dass er hier als ein enger Zipfel bestehen bleibt. Das Mesenterium dringt, dem Druck seines flüssigen Inhalts folgend, mit der Umschlagstelle seines Magen- und Hautblattes nach vorn in das weiche Gewebe hinein; es ruft so eine Vertiefung und Aushöhlung hervor im neuen Gewebe, daher sich dieses trennt in solches, welches die Haut des Scheibenrückens und der Scheibenseite herstellt (Fig. 14 *D*, *E*), und solches, welches um die Gefässschliessungsbögen einen verdickten Wulst bildet; beide Arten gehen natürlich ineinander über (Fig. 14 *A*, *B*, *C*). Auf diese Weise sind die späteren Lageverhältnisse zum Theil schon hergestellt, indem die Ganglienzellenschicht des Nervenschliessungsbogens nach oben in das Magenepithel, nach unten in die Haut übergeht, wobei allerdings die directe Verbindung zwischen Magen und Haut über dem Bogen noch durch eine dünne,

Digitized by Google

später zur Cuticula herabgedrückte Epithellage (Fig. 14 *F*) vermittelt wird. Besonders zu betonen ist, dass der directe Zusammenhang zwischen Magen, Haut und den Schliessungsbögen mit geringem Polster weichen Bildungsgewebes in der Mittellinie am festesten und am längsten erhalten bleibt, daher diese Stelle nachher als die zäheste und widerstandsfähigste dasteht. Endlich erwähne ich noch, dass inzwischen im Bildungs- und Narbengewebe ausser den Lippenmuskeln allerlei zunächst indifferente Anlagen von fibrillärem Bindegewebe zum Vorschein kommen (Fig. 14).

### D. Die ersten äusserlich sichtbaren Veränderungen der neuen Körperhälfte. Fortschritt der Regeneration bis zur Anlage der Arme.

Die äusserlich sichtbaren Veränderungen sind diese: Unmittelbar nach der Theilung vernarbt die Wunde, und jede Körperhälfte gelangt zum individuellen Abschluss, mit je drei Armen und zwei, drei oder vier Zahnsäulen. Die Vernarbungsebene fällt senkrecht ab. Nachher aber bildet sich von eben dieser Ebene aus an dem oberen Mundbogen ein kleiner vorspringender Wulst quer über den Mund weg; dieser wird weiterhin in zwei Wülste getheilt, von denen je einer sich seitlich vom Munde vorwölbt, während der Mittelpunct des oberen Mundbogens festgehalten wird (dieses Stadium, Th. I, Fig. 2, entspricht den von der Seite eindringenden und loslösenden Lymphströmen). Man sieht wohl gleichzeitig den inneren unteren Rand des vorspringenden Wulstes über dem Munde, den nämlich, welcher den Zahnreihen sich zuwendet, unregelmässig sich theilen und klüften, wie es etwa in Th. I, Fig. 4 zum Ausdruck kommt. Weiter aber ist bis zum Hervorbrechen der jungen Armknospen kaum eine Veränderung zu nennen, als etwa die Verbreiterung und stärkere Vorwölbung des Wulstes, wovon dieselbe Figur Zeugniss ablegt. Das Hervorbrechen der jungen Arme erfolgt so, dass erst die beiden seitlichen als zwei anscheinend solide, rings geschlossene, conische Hörnchen sich herausschieben, wie in Th. I, Fig. 3. Noch während sie minimal sind wie hier, oder etwas später bis zu dem Stadium hin, wo sie ungefähr $^1/_5$—$^1/_4$ vom Breitendurchmesser der Scheibe an Länge gewonnen haben, tritt zwischen ihnen der unpaare mittlere Arm hervor als ein eben solcher Kegel, in vielen Fällen sehr regelmässig, in andern weniger genau die eigentliche Richtung einhaltend; und ich bemerke schon hier, dass dergleichen Schwankungen in der accidentellen Entstehung des Bildungsgewebes infolge physiologisch wechselnder Ströme im Wassergefässring bedingt sein werden, ebenso wie ich die grössere relative Dicke oder Schlankheit der jungen

Digitized by Google

Arme der grösseren Zähigkeit oder Weichheit desselben unregelmässigen Bildungsgewebes schuld gebe. Ungefähr zur Zeit des Hervorbrechens des dritten Armes beginnen die conischen Zapfen ihre gleichmässige Oberfläche umzugestalten durch seitliche Einkerbungen und Hervorstossen von stacheligen Erhabenheiten (Thl. I, Fig. 4 u. 5). Dadurch wird das äussere Relief dem einer erwachsenen Armspitze ähnlich, mit dem ausserordentlichen Unterschiede jedoch, dass diese ihre regelmässigen Oeffnungen besitzt für den Durchtritt der Saugfüsschen, während jene rings geschlossen sind, und mit der ferneren Differenz, dass die Armspitzen eine Eintheilung in Glieder und entsprechende Hautplatten selten vermissen lassen, während es bei den jungen eine ganze Zeit lang unmöglich ist, auch nur eine Spur davon nachzuweisen. Erst wenn die Arme etwa zu der Grösse derer in Thl. I, Fig. 5 sich ausgezogen haben, wird eine undeutliche Abgliederung sichtbar; und eben dann beginnen die Tentakeln auf der Unterseite durchzubrechen, und zwar vom Munde aus, so jedoch, dass beim ferneren Wachsthum die junge Armspitze der freien Saugfüsschen fortwährend noch ebensogut entbehrt wie die ersten Armsprossen.

Diesen äusseren Vorgängen entsprechen keineswegs die inneren Umbildungen, weder nach der chronologischen Reihenfolge, noch an Einförmigkeit der Gliederung. Ich halte mich zunächst wieder an Fig. 14. Die Körperhälfte, welcher sie entnommen wurde, hatte nur zwei Poli'sche Blasen mitbekommen. Der Schliessungsbogen des Wassergefässringes besitzt hier sechs blindsackförmige Ausstülpungen von unbedeutender Länge, drei äussere (*B—F, Vs. P.* +) und drei innere, dem Munde zugekehrte (*B—E, N. br*). Freilich kann ich die Communication zwischen den Blindsäcken und dem Ringe nur bei dreien bestimmt nachweisen, dem linken äusseren (*F, Vs. P.* +) und dem mittleren und dem rechten inneren (*C, D, N. br*); aber ein Blick auf die Gleichförmigkeit der inneren Anlagen mit diesen lässt an deren gleichem Ursprunge aus dem Ringe oder Bogen nicht länger zweifeln. Die drei inneren Ausstülpungen treiben als enge Canäle breitere Vorwölbungen des Nervenschliessungsbogens vor sich her und manifestiren sich dadurch als erste Anlagen der Arme, bezw. der radialen Ambulacralstämme. Die drei äusseren Blindsäcke mit ihrem regelmässig kubischen Epithel und ihrem kreisförmigen, bald engeren, bald erweiterten Lumen und mit ihrem Herübergreifen über die Lippenmuskeln, aus denen dies päteren interradialen aboralen Muskeln ganz oder zum Theil hervorgehen, werden unbedingt als drei neue Poli'sche Blasen erkannt. Es fragt sich, welche von den Ringausstülpungen älter sind, die äusseren oder die inneren, die Poli'schen Blasen oder die Anlagen der

Digitized by Google

brachialen Wassergefässstämme, oder ob beide gleichalterig sind. Mir war's nicht möglich, dies durch die Untersuchung aller Stufen auszumachen wegen der öfters erwähnten Raschheit dieser Bildungsprocesse; doch wird sich die Antwort aus Bildern, wie Fig. 14, recht gut ableiten lassen. In dieser Figur sind die Poli'schen Blasen sämmtlich durch mehr Schnitte hindurch zu sehen als die Armanlagen; dazu kommt, dass die letzteren sich zusammensetzen aus einer Nervenschicht und der inneren Wassergefässbogenausstülpung, daher diese sich auf ein Minimum beschränkt. Wenn also die äusseren Ausstülpungen schon auf dieser frühen Stufe, wo alles im raschen Fortgange begriffen, so sehr die inneren an Ausdehnung übertreffen, so wird man auch ihre Entstehung nicht unbeträchtlich vor die der letzteren setzen müssen.

Es fällt auf, dass die Armzahl sofort die definitive Höhe erreicht hat, während wir an alten und jungen Blasen zusammen nur fünf statt sechs zählen. Es können daher Blasen und Arme nicht, wie es zu erwarten gewesen wäre, regelrecht abwechseln; vielmehr folgen sich nach unserer Figur die Organe von links nach rechts so: auf den linken seitlichen alten Arm folgt eine junge Poli'sche Blase (*C—F, Vs. P.* +), dann kommt eine innere Ausstülpung als erste neue Armanlage (*E, N. br*), dann wieder eine junge Blase (*C—F, Vs. P.* +), dann wieder eine Armanlage, die in der Mittellinie nämlich (*B—E, N. br*), dann abermals eine Poli'sche Blase (*B—E, Vs. P.* +)[1], dann endlich die dritte Armanlage (*C—D, N. br*); rechts stossen wir auf den rechten seitlichen alten Arm, ohne dass zwischen ihm und dem vorhergehenden jungen Arme eine Poli'sche Blase angelegt wäre. Man kann die Glieder dieser Anordnung zu folgendem zunächst ganz problematischen Schluss combiniren: Ich fasse von den vier jungen, zur vollen Ergänzung geforderten Poli'schen Blasen die beiden der Mittellinie zunächst liegenden als ein Paar, die beiden anderen, die seitlichen, welche auf die seitlichen alten Arme folgen müssten, als ein zweites. Da das erste mediale Paar vollständig, das andere laterale unvollständig, nur auf einer Seite nämlich angelegt, die drei Armanlagen aber regelmässig in die Erscheinung getreten sind, so ist die Anlage des ersten Paares der Poli'schen Blasen, sowie die der drei Arme eine typische, die des zweiten Blasenpaares dagegen eine atypische, zunächst nicht unbedingt in der augenblicklichen Regenerationsstufe begründete. Ein solcher Schluss würde natürlich durchaus hinfällig sein, wenn er aus dem einzigen Beispiele seine Beweiskraft zöge. Für die Richtigkeit der Bestimmung der typi-

1) Wenn deren Einmündung in den Gefässbogen nicht verfolgbar, so zeigt doch besonders die Abbiegung nach links in *D* und die nach rechts gerückte Ausstülpung der nächsten Armanlagen, dass die Blase an diese Stelle zu setzen.

Digitized by Google

schen Anlagen führe ich daher an, dass ich keine Ausnahme getroffen habe, dass vielmehr überall, wo überhaupt ein Arm angelegt war, alle drei sich vorfanden (gegen den äusseren Schein, welcher später erklärt werden wird), da aber, wo überhaupt Ausstülpungen des Wassergefässbogens da waren, auch die beiden medialen Poli'schen Blasen existirten; für die atypische Anlage der seitlichen Blasen wird nicht nur die nachfolgende theoretische Betrachtung eintreten, sondern noch diese Momente: vor allem springt sie da in's Auge, wo nicht zwei, sondern drei oder vier alte Poli'sche Blasen mit in eine Körperhälfte gerathen waren; hier wird an und für sich nur die Anlage einer oder überhaupt gar keiner der lateralen Blasen verlangt. Dazu habe ich bei der Bildung des Wassergefässschliessungsbogens darzulegen versucht, dass es für dessen Zustandekommen durchaus gleichgültig, ob an dem alten Gefässringe noch die äusseren Blasen vorhanden oder ob die seitlichen Armwassergefässstämme die äussersten Abzweigungen bilden. In jedem Falle wird die Wirkung die nämliche sein, ein horizontaler Stoss gegen das blinde Ende des Ringes. Wenn aber die Ursache für die Schliessung des Ringes dieselbe ist, ob zwei oder vier Blasen daranhängen, so muss auch die weitere Wirkung dieser Ursache, die Ausstülpungen nämlich, sich in beiden Fällen gleich bleiben; es kann also aus dieser Ursache immer nur dieselbe Anzahl der Ausstülpungen abgeleitet werden, also immer nur zwei, seien zwei, drei oder vier alte Blasen vorhanden. Daher halte ich mich für berechtigt, für die Entstehung des lateralen Paares andere, wenn auch ähnliche Ursachen anzunehmen, wie für die des medialen. Die ungleiche Ausbildung der Blasen aber des seitlichen Paares lässt sie nicht blos als von den andern ursächlich abweichend erscheinen, sondern überhaupt als weniger typisch. Und diese Behauptung wird gestützt durch einen schon in der Anatomie (Thl. I, Cap. V A) erwähnten Fall, wo ich in einem Interradialfelde zwei Poli'sche Blasen antraf, und zwar bei einem Exemplar, dessen eine Körperhälfte regenerirt und ziemlich bis zur Grösse der alten herangewachsen war. Die beiden Blasen desselben Feldes lagen auf der Grenze zwischen der alten und neuen Hälfte, also an der Stelle der einen Blase des als atypisch hingestellten lateralen Paares. Dies alles zusammen weist darauf hin, dass ich mich bei der nunmehrigen Erklärung der Ausstülpungen des Wassergefässschliessungsbogens auf die typischen Anlagen, die beiden medialen Poli'schen Blasen und die drei jungen Armanlagen einzuschränken habe; und von diesen ist ausgemacht, dass die ersteren vor den letzteren entstehen.

Es folgt aus der Form des Wassergefässringes in der ausgebildeten Ophiactis, dass die Richtung, mit welcher die Flüssigkeitsstösse aus

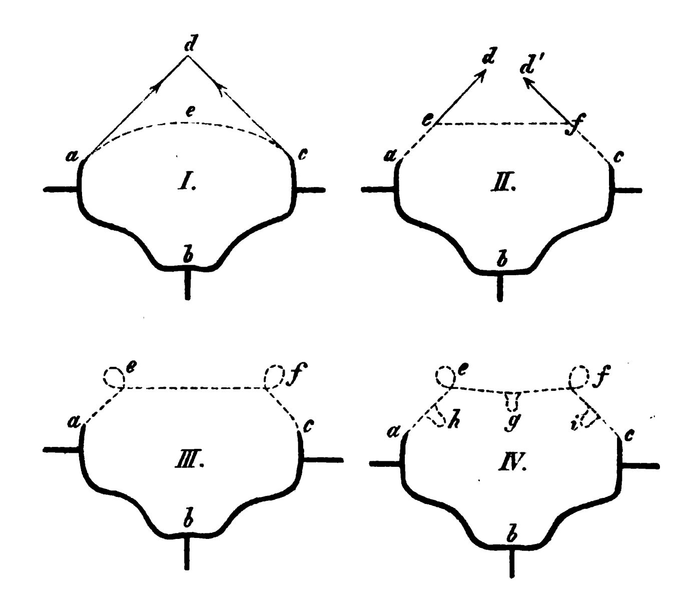
Digitized by Google

ihm in seinen Schliessungsbogen eintreten, mit der Richtung des Bogens nicht übereinstimmt, sondern dazu sich verhält, wie die Tangente oder vielmehr Secante zur Kreisperipherie. Denn wenn auch die beiden seitlichen Arme nach der Theilung vom mittleren sich entfernen und abbiegen, bis sie zu ihm oder zur Mittellinie des Körpers senkrecht oder annähernd senkrecht stehen, so sind doch immer die Ausflussrichtungen aus den blinden Enden (falls diese geöffnet werden) in dem Falle, dass nur zwei Poli'sche Blasen erhalten waren, wie in Thl. I, Fig. 15, parallel, in dem jedoch, wo drei oder vier in die Körperhälfte übergenommen wurden, ein wenig convergent, doch lange nicht so sehr, um in einem ganz flachen Winkel oder Bogen, wie es der Schliessungsbogen anfangs ist, zusammenzustossen. Wie nichtsdestoweniger der flache Schliessungsbogen durch diese nur wenig convergirenden Stösse zu Stande kam, wird eingeleuchtet haben aus den Lagerungsverhältnissen zwischen Ringenden, Lippenmuskeln, Magen- und Hautverbindung, und Uebergangslinie der Mesenterialblätter. Dabei musste ein Theil der Stosskraft für die Schliessung des Ringes durch den Bogen infolge der Ablenkung verloren gehen. Dieser Theil der ununterbrochen fortwirkenden Stosskraft, welcher nicht direct für die Bildung des Communicationsbogens verwendet werden konnte, diente theils und zunächst zur Senkung der Ebene des Schliessungsbogens aus der ursprünglich fast verticalen Lage in eine mehr schräge und horizontale, welche mit der des Gefässringes identisch ist, theils wird sie die weiteren nunmehr zu besprechenden Wirkungen haben. Verstehen wir in den Holzschnitten unter der starken continuirlichen Linie den alten (offenen) Wassergefässring, unter der feinen continuirlichen den Stoss und unter der punctirten den Schliessungsbogen, so wird der Gefässring in *I* etwa das Mittel darstellen zwischen den verschiedenen Umfangsgrössen, in denen er mit in die eine Körperhälfte bei der Theilung übergenommen wird. Wenn in *I* der Schliessungsbogen *aec* hergestellt ist, wird dessen ungeachtet die Richtung der Stösse, welche in den Bogen übergehen, *ad* und *cd* sein. Stände deren Wirksamkeit kein Widerstand im Bogen selbst entgegen, sondern wird er beliebig ausdehnbar gedacht, so würde aus der Wirkung der Ströme als Form des Bogens der spitze Winkel *adc* resultiren. Nun sind aber in dem Bogen Widerstände vorhanden, theils in der beschränkten Länge seiner Wandung, theils in dem festen Zusammenhange verschiedener Organe, zumal Magen und Haut, in der Mitte von *aec*, bei *e* (s. o.); diese gestatten dem Bogen nicht die Form *adc* anzunehmen. Die Wirkung der Stösse wird sich daher zunächst in einer anderen Weise kundgeben, welche *II* zeigen soll. Jeder Stoss wird den Anfangstheil des Bogens in seine



Digitized by Google

eigene Richtung zu bringen suchen, soweit es dessen Länge erlaubt, den restirenden Theil aber spannen als gerade Linie. So geht der Bogen *aec* von *I* über in die geknickte Form *aefc* von *II*. Die stossenden Ströme, welche hier bei *a* und *c* eintreten, biegen also bei *e* und *f* um nach *ef* und *fe*. Bei dieser Ablenkung wird je eine Componente jedes Stosses übrig bleiben, welche in der ursprünglichen Richtung fortwirkt. Diese Componenten *ad* und *fd'* müssen an und für sich bestrebt sein, das gerade Bogenstück *ef* vor sich herzuschieben, zu knicken und seinen




geraden Antheil zu verkürzen, bis es endlich auf Null herabsinkt, womit die Winkelform des Bogens *adc* erreicht wäre. Diesen Process gestatten, wie gesagt, die Widerstände im Bogen nicht. Daher müssen die Stösse sich darauf beschränken, den Bogen in die geknickte Form *aefc* von *II* bis zum Maximum der Spannung der Bogenwände hineinzutreiben. Dann aber werden die überschüssigen Componenten der Stosskräfte *ed* und *fd'* in *II* keinen anderen Effect haben als die Gefässwand an den geknickten Stellen in Form von Ausstülpungen hervorzuwölben (*III*). Auf diese Art sind die beiden ersten Poli'schen Blasen, welche als typische Ausstülpungen nach obigem zuerst entstehen sollten, in der That also hergestellt. Die Form aber, durch welche der Gefässring hindurchgeht, um zu dem schliesslichen Sechseck wieder vervollständigt zu werden, ist zuerst ein Pentagon (natürlich in der Wirklich-

Digitized by Google

keit weniger regelmässig), von dessen Ecken drei in die alten brachialen Wassergefässstämme, zwei dagegen in junge POLI'sche Blasen auslaufen. Die ganze Stromstärke der Componenten *ed* und *fd'* in *II* muss von nun ab dazu dienen, die jungen Blasen zu erweitern, bis diese durch den Reiz (sehr bald) zur Contraction veranlasst werden und dadurch wiederum eine neue Complication setzen, welche das Fünfeck durch eine neue Zwischenform, die mit drei inneren Ausstülpungen, den Armanlagen, an Stellen, welche in der alten Hälfte den POLI'schen Blasen entsprechen, in das schliessliche Sechseck überführt. Die Ausstülpungen *e* und *f* in *III* treffen in der Umgebung das unregelmässige, aus der Lymphe entstandene, jedenfalls noch weiche Bildungsgewebe, es erwächst ihnen aus der unbestimmten Natur dieses Gewebes und dem geringen Widerstande, welcher in der dünnen Schicht zu liegen scheint, die Freiheit, sich in Blasenform auszudehnen, allerdings mit Modificationen, bestehend in einer Abdrängung von der Mitte weg, da dort der festeste Widerstand (s. o.), und in ungeordneten Einschnürungen, je nach den zufälligen Hindernissen in jenem Gewebe, und so ist die Beschaffenheit der Umgebung, in welche die Ausstülpungen gerathen, der directe Grund, warum sie zu POLI'schen Blasen erweitert werden. Diese Auftreibung zur Blasenform scheint aber, je rapider sie fortzuschreiten bestrebt ist, um so mehr in der Stärke des Reizes die Veranlassung in sich zu bergen zur Contraction der Wandungen. Wird mir diese zugestanden, so werden sich die Ausstülpungen, welche zur Armentwicklung führen, leicht ableiten lassen; vielleicht kann man ihrer auch entrathen, indem man für die nunmehr von den jungen Blasen ausgehenden Ströme einen Rückprall der früheren, aus dem alten Gefässringe kommenden in diesen Blasen wirken lässt. Ich will zur ersteren Möglichkeit greifen und die jungen Blasen sich contrahiren lassen. Lässt man die beiden Blasen *e* und *f* in *III* zusammen spielen, so wird der Strom aus *e* sich theilen in die Richtungen *ea* und *ef*; der Strom aus *f* in die Richtungen *fc* und *fe*; zugleich werden aber die Ströme *ef* und *fe*, welche doch erst aus Theilung und Ablenkung je eines Stromes entstanden sind, der die adorale Wandung des Gefässbogens dem Munde zuzutreiben sucht, in der That bei noch vorhandener Weichheit und Biegsamkeit dieser Wandungen sie ein wenig nach dem Munde zu einbiegen, sie werden dann in der Mitte sich treffen und — gleichgültig, ob diese Einbiegung eine wirklich sichtbare wurde oder nicht (der Seitendruck der Ströme ist in jedem Fall an der adoralen Wand grösser) — eine Ausstülpung der Wand nach innen, nach dem Munde zu, hervorrufen. Eine gleiche Wirkung hat aber der Strom *ea* mit dem aus dem alten Theile des Ringes kommenden Gegenstrome *ae*



Digitized by Google

und der andere *fc* mit seinem Gegenstrom *cf*. Dadurch werden zu den beiden äusseren Ausstülpungen drei innere nach dem Munde zu schauende hinzugefügt, *g*, *h* und *i* in *IV*; von diesen entsteht die mittlere, *g*, ein wenig vor den anderen, weil hier die betreffenden Stromcomponenten aus dem alten Gefässringe zuerst und am kräftigsten aufeinanderprallen. Auch diese drei Ausstülpungen würden, so schliesse ich, zweifelsohne sich sonder Ordnung zu unregelmässigen Blasen erweitern, wenn ihnen nichts anderes im Wege stände als das weiche Bildungsgewebe in der Umgebung der äusseren. Nun habe ich aber gezeigt, wie auf den Wassergefässschliessungsbogen nach innen der Blutnervenbogen folgt, so zwar, dass der Nervenbogen jenen oben überragt und umfasst, nach unten allmälig in die Haut übergeht. Gegen den Nervenbogen also müssen die inneren Ausstülpungen sich andrücken, und dessen feste Elasticität sorgt dafür, dass die jungen Arme nicht in den Mund hineinwachsen. Sie biegen sich vielmehr, da bei der Lagebeziehung des Nervenbogens zum Wassergefässbogen ihnen oben mehr Widerstand entgegensteht, nach unten um, drücken auf die Uebergangsstelle der Nervenmasse in die Haut, ziehen und stülpen dadurch die Nervensubstanz selbst aus, biegen sich immer weiter nach aussen um, werden endlich zu äusseren Anhängseln des Ringes und wachsen als typische Armanlagen weiter. Den Unterschied zwischen Poli'schen Blasen und Armanlagen setze ich also lediglich in den Einfluss, den unregelmässigen oder regulären Widerstand, welchen die Umgebung auf die äusseren oder inneren Ausstülpungen des Wassergefässschliessungsbogens ausübte.

Offenbar müssten die Stösse und Ströme, welche das Fluidum in dem Nervenblutbogen bewegen und treiben, dieselbe Wirkung haben wie die im Wassergefässringe. Da sie jedoch ungleich schwächer sind als diese, so werden sie wohl ihren Bogen zwingen, den Verbiegungen des Wassergefässbogens zu folgen, aber ihre Kraft wird zu gering sein, um zunächst die entsprechenden äusseren Ausstülpungen, welche in das Wassergefäss eindringen müssten, zu veranlassen, und mit diesen fallen die inneren von selbst hinweg.

Was die Entstehung des noch fehlenden atypischen, seitlichen, äusseren Ausstülpungspaares (bezw. die eine laterale Ausstülpung bei drei alten Poli'schen Blasen) betrifft, so habe ich sie nicht weiter verfolgt. Doch kann man sie sich leicht erklären aus der Wirksamkeit eines der Vollendung nach Ausdehnung und Regelmässigkeit nahegeführten Gefässringes. Die Regelmässigkeit der darin circulirenden Ströme könnte sie fordern. Vielleicht ist auch die Uebergangsstelle des alten Gefässringes in den neuen Schliessungsbogen besonders geeignet zur

Digitized by Google

Ausstülpung, worauf möglicherweise die Duplicität der POLI'schen Blase in einem solchen Interradialfelde (s. o.) hinweist. — Die Ausbuchtung des Magens über der Mundöffnung nach aussen, resp. vorn, schreitet inzwischen nach Kräften fort. Ebenso wirken die Bewegungen und der Druck, welcher die Mesenterialhöhle auszudehnen strebt und welcher oben besprochen wurde, weiter, in der Weise, dass das Mesenterium seiner Aufgabe, alle inneren Flächen der Organe zu bekleiden, fort und fort nachkommt. Es überzieht den neuen Magentheil, die jungen POLI'schen Blasen, das Bildungsgewebe, die innere Hautfläche, als ein ziemlich regelmässiges Plattenepithel, wahrscheinlich alsbald wimpernd.

### E. Das Bildungsgesetz der Arme.

Wie schon angedeutet, treffen die drei inneren Ausstülpungen des Wassergefässschliessungsbogens auf einen gleichmässigen regulären Widerstand im Blutnervenbogen, welcher die blasenförmige Erweiterung hindert. Sub C habe ich ausgeführt, warum die Lageverhältnisse zwischen Nerven- und Wassergefässschliessungsbogen andere sind als zwischen den Ringen in der alten Körperhälfte, so dass der Nervenbogen den Wassergefässbogen auf jedem Schnitte überragt und umfasst. In den Horizontalschnitten von Fig. 14 treffen wir, von unten nach oben fortschreitend, erst auf den Schnitt *E*, wo nach innen von dem breitesten Lumen des Wassergefässbogens der Nervenbogen nur erst als schwacher Saum sichtbar wird; im folgenden oberen Schnitt *F* dagegen erscheint da, wo wir an die obere Grenze des Wassergefässbogens gelangen, der Nervenbogen in seiner vollen Breite. Daraus folgt für die inneren Ausstülpungen die Nothwendigkeit, dass sie bei der beabsichtigten Durchbohrung sich die schwächste Stelle aussuchen, dass sie nach unten abgebogen werden. Da ist nun die eigenthümliche Entstehung des Nervengewebes im Bogen von Wichtigkeit. Ich zeigte, dass sich der Nervenbogen nicht durch Auswachsen der Enden des Nervenringes, sondern durch Umwandlung gewisser Partien eines gleichmässigen, continuirlichen Bildungsgewebes erzeugt; eine solche Entstehungsweise lässt die Histogenese nicht einen fest abgeschlossenen Nervenbogen herbeiführen, sondern, da sie aus der Continuität heraus geschieht, nur einen allmälig, in das Bildungsgewebe übergehenden, welcher ohne merkliche Grenze oben und unten in das Nachbargewebe sich verliert. Als er entstand, war seine innere Oberfläche (von einem schwachen Epithel- oder Cuticularüberzug etwa abgesehen) zugleich die innere Begrenzung der betreffenden Haut des Mundeinganges, — nicht mehr auf den nächsten Stufen. Indem das Bildungsgewebe im Mundwulste, unter dem Schliessungsbogen, weiter wuchert und sich auszudehnen strebt,

Digitized by Google

schiebt es sich zugleich innen in die Höhe und legt sich vor den Nervenbogen (Fig. 14 *E*, *F*); und das geschieht bei der Festigkeit der inneren Oberfläche des Nervenbogens durch Umschlag der Haut an der unteren Begrenzung dieses Bogens, daher das Hautbildungsgewebe innen vor den Nervenbogen als eine Falte anzusehen, welche von dem Bogen getrennt wird durch eine von der Mundhöhle eindringende Spalte. Das blinde Ende der Spalte ist also identisch mit der Umschlagstelle der Oberfläche des Nervenbogens in die Haut der in den Mund hinein sich erhebenden Falte vom Bildungsgewebe. Dadurch, dass die Spalte den Nervenbogen in seiner ganzen Breite von rechts nach links umfasst oder gewissermassen unterwühlt, wird ein fester Abschluss des Bogens gegen die unten angrenzende Haut geschaffen; daher auch die histologische Differenz der Nachbargewebe, der Haut und der Nervensubstanz, sich immer greller und fester markirt.

Die Falte von Haut- oder Bildungsgewebe, welche den Nervenbogen von dem Mundraume trennt, liefert nachher, wie weiter zu zeigen, durch Abgliederung die drei bis vier Zahnträger (die adoralen Hälften der Mundeckstücke, die Tori, die Deckknochen und die Zähne). Die Abgliederung aber wird nur ermöglicht durch die Spalte, welche zwischen die Falte und den Nervenbogen eindringt.

Die schräg nach unten ausgewichenen inneren Ausstülpungen des Wassergefässbogens drücken mit ihren blinden Enden auf die untere Grenze des Nervenbogens, welche sie dadurch in je einer vor dem Blindsäckchen, das ihn vorschiebt, endigenden Zipfel ausziehen. Diese Zipfel, welche so jene Ausstülpungen unten und innen umfassen, sind die ersten Anlagen der brachialen Nervenstämme (Fig. 14 *N. br*) und beginnen sofort, vielleicht durch Nachschub von dem Nervenbogen aus, energisch zu wachsen und sich histologisch zu differenziren. Indem sie sich verdicken, drängen sie wiederum die schräg nach innen und unten gerichteten Wassergefässausstülpungen immer mehr hinab in die perpendiculäre Lage und weiter durch diese hindurch ein wenig schräg nach unten und aussen, wo sie dann gleich einer anderen Kraft verfallen.

Die Zipfel am Nervenbogen treffen bei der Verlängerung nach unten augenblicklich auf das blinde Ende (die Umschlagstelle) der beschriebenen Spalte, wo das Nervengewebe in das Bildungsgewebe allmälig sich verliert. Durch ihr Weiterwachsen ziehen sie auch die Spalte in entsprechende Zipfel, Blindsäcke, mit aus (z. B. Fig. 14 *B*, *C*, *Fs*), welche ihnen eine Zeitlang folgen, um dann ihre Verlängerung einzustellen und überhaupt zusammenzufallen und zu verkleben. Durch dasselbe Hinabwachsen der Nervenzipfel in die Falte von Bildungsgewebe wird diese

Digitized by Google

in Glieder getheilt, indem das Gewebe nach innen von den Zipfeln um so viel durch mechanische Verdrängung verdünnt wird, als die Dicke der an Umfang zunehmenden Zipfel ausmacht. In den Zwischenräumen zwischen je zwei Zipfeln ist die Falte voluminöser, von grösserer Ausbreitung im Horizontalschnitt als nach innen von den Zipfeln selbst. Die dickeren Abschnitte betragen aber nicht drei, wie die Zipfel, sondern, da aussen von jedem äusseren Zipfel, zwischen diesem und je einem seitlichen alten Arme je einer zu liegen kommt, vier. An den verdünnten Stellen nach innen von den Nervenzipfeln erweitert sich der Spaltenzipfel allmälig, mit Verdünnung des inneren Bildungsgewebes, er bricht endlich durch und communicirt so nicht nur durch den oberen horizontalen Theil der Spalte mit der Mundhöhle, sondern in seiner ganzen eigenen verticalen Länge. Dadurch aber ist die Falte durch Quergliederung gespalten in vier einzelne in die Mundhöhle vorspringende interradiale Wülste (Fig. 15 *Z*), die Anlagen der Zahnträger. Ihre Abgliederung geht natürlich von oben nach unten vor sich, indem der Spaltenzipfel zuerst an der Ursprungsstelle aus der bogenförmigen Spalte den Durchbruch bewirkt und diesen nach unten fortschreiten lässt.

Man könnte sich fragen, warum die räumliche Verdrängung des Faltengewebes durch das Eindringen der Nervenzipfel nicht zu Vortreibungen der Falte nach innen führe, sondern durch Verdünnung zu Spaltung und Gliederung. Ein solches Vortreiben und Ausbiegen wird verhindert dadurch, dass die innere Oberfläche der Falte unmittelbar den Zähnen oder alten Mundtentakeln sich anschmiegt, und zwar so dicht, dass deren Bewegungen die weiche Haut der Falte beliebig verdrücken und modeln (Fig. 14).

Es erhellt, dass durch die Anlage der drei jungen Arme die Zahl der Zahnträger jedesmal wieder auf sechs ergänzt werden muss, seien deren zwei, drei oder vier bei der Theilung erhalten. Dadurch nämlich, dass das neue Bildungs- und Narbengewebe sogleich mit der äusseren (Bruch-) Fläche der äusseren lateralen Zahnträger verklebte, findet die Falte, aus welcher die jungen Zahnträger hervorgehen, in den beiden seitlichen alten ihre seitliche Begrenzung, so zwar, dass diese selbst gewissermassen mit zur Falte gehören. (Waren nur zwei Zahnträger vorhanden, so kann die Falte nicht an diesen sich ansetzen.) Bei der Theilung nun müssen aus der Falte, zu welcher ich die etwa vorhandenen seitlichen alten Zahnträgerstücke rechne, jedesmal vier Glieder entstehen; das aber, was dabei von neuem Bildungsgewebe an den seitlichen alten Zahnträgern hängen bleibt, dient zu deren Ergänzung;

Digitized by Google

waren gar keine Reste seitlicher Zahnträger da, so stellen die seitlichen Theilstücke der Falte sie her.

In dasselbe Verhältniss, in welchem der Nervenbogen zum Wassergefässbogen steht, indem er ihn umfasst, oben und unten aber allmälig in die angrenzenden Gewebe übergeht, tritt auch der Nervenzipfel zur inneren Wassergefässausstülpung. Er umfasst sie also im Querschnitt halbkreisförmig (Fig. 14 *D. N. br.* rechts) und verdünnt sich dabei an jeder Seite, hier in einer einzelligen oder wenig dickeren Schicht in die Haut umbiegend.

Sobald jede innere Ausstülpung des Wassergefässringes bei der oben begründeten Wanderung oder Drehung zunächst nach unten und innen, und von da in die perpendiculäre Lage u. s. f., die letztere auch nur um ein weniges überschritten hat und nach unten und etwas nach aussen gerichtet ist, unterliegt sie einer andern Stromkraft als der, welche ihr die Entstehung gab. Ich nehme als Beispiel zunächst eine der seitlichen Armanlagen, etwa *h* in *IV* der obigen Holzschnittreihe (sub D). *h* wurde gebildet durch den aus *e* kommenden, nach innen dringenden Strom *eh* und seine Begegnung mit dem viel stärkeren Stosse aus dem alten Gefässringe *ah*. Wendet sich nun *h* durch eine Drehung nach unten und aussen, so verliert die Begegnung der beiden Ströme, welche nach innen gerichtet sein musste, ihre Wirkung auf *h*; der Stoss und die Flüssigkeit, welche jetzt in *h* eindringt, ist vielmehr ein abgezweigter Theil des Stromes *ah*. Dabei ist es gleichgültig, wie viel oder wie wenig *h* als Blindsäckchen bei seiner Drehung nach aussen zunächst noch nach unten gerichtet ist. Die Stromkraft, welche aus *ah* nach *h* sich abzweigt, wird freilich nicht ganz zu einem Druck gegen das blinde Ende von *h* und einer dadurch veranlassten Verlängerung verwendet, sie spaltet sich aber in eine Componente von eben dieser Tendenz und eine zweite, welche das noch nach unten schauende Blindsäckchen in die horizontale Ebene zu drehen und auszurichten sucht. Je mehr anfangs die letztere Componente überwiegt, um so mehr wird sie, indem sie ihr Ziel erreicht, allmälig abnehmen zu Gunsten der ersteren, so dass endlich das Blindsäckchen, wenn es horizontal nach aussen gerichtet ist, die volle Kraft des Stromzweiges, welcher aus *ah* sich abspaltet, zu seiner Verlängerung gebrauchen kann.

Ganz dasselbe wie *h* erfährt die andere seitliche Ausstülpung *i*. Und die Wirkung wird für *g* die gleiche sein, so zwar, dass sie aus der Summe der übrig bleibenden Kräfte der Ströme *ae* und *cf*, nachdem sie bei *h* und *i* vorbeigegangen sind, resultirt. Vergleicht man diese Drehung der Ausstülpungen von der horizontalen Richtung nach innen durch einen unten ausgeführten Bogen in die entgegengesetzte horizon-

Digitized by Google



tale äussere Lage mit der Richtung des Anfangtheiles des brachialen Wassergefässstammes im fertigen Thiere, dessen aufsteigendem Aste nämlich, so ergiebt sich die merkwürdige Thatsache, dass das Armwassergefäss bei der Regenerationsentwickelung erst eine volle Pendelbewegung von innen nach aussen ausführt, um nachher wieder in die perpendiculäre Mittellage zurückgezogen zu werden. Die Kräfte, welche das letztere leisten, sollen unten erörtert werden (*F*).

Ich habe schon berührt, dass die Stoss- und Triebkräfte, welche die Armwassergefässanlage beeinflussen, nachdem sie sich nach aussen gedreht hat, stärker sind als die, welche die erste Ausstülpung hervorriefen. Dieses Uebergewicht wird immer deutlicher bei der nun folgenden Veränderung im Gefässbogen. Der Stoss nämlich, welcher aus dem dem Gefässring entspringenden Strome (Holzschn. *IV a h* und *c i*) sich abzweigt in jeden seitlichen Armwassergefässblindsack, hat das Bestreben, dessen blindes Ende immer weiter vom Gefässbogen zu entfernen. Diese Entfernung gelangt in doppelter Weise zum Ausdrucke, erstens durch Verlängerung und Wachsthum des Blindsackes, welche wir nachher betrachten wollen, und zweitens durch wirkliche Entfernung des gesammten Blindsackes von der ursprünglichen Linie des Wassergefässbogens. Die letztere verwirklicht sich so, dass der Blindsack dabei den Wassergefässbogentheil, an welchem er hängt, nach sich zieht und zu einem mit der Convexität nach aussen sehenden Bogen umformt. Zwei solche Bogen zeigt Fig. 16. Je mehr aber die seitlichen Bogen (an denen die Stösse aus dem Wassergefässringe zuerst ankommen) sich erweitern und ausbauchen, um so mehr nehmen die an den Bogen sich ansetzenden seitlichen jungen Armwassergefässe von der Stosskraft auf, und um so weniger lassen sie weiter gelangen nach der Mitte, zu der mittleren Anlage; das ist der Grund, warum die seitlichen Armanlagen, welche doch erst nach der medianen entstanden, von jetzt ab viel schneller wachsen als diese und daher zuerst äusserlich sichtbar werden. Mag diese Differenz anfangs unmerklich klein sein, sie trägt in sich selbst die Ursache zur fortwährenden Vergrösserung. Denn je mehr die Ausbiegungen der seitlichen Wassergefässbogenabschnitte von den Stössen aus dem Ringe auffangen, um so mehr wird diese Kraft die Ausbiegung selbst neben dem überwiegenden Wachsthume fördern und vergrössern, bis zur Form eines Winkels von ziemlich 90° (Fig. 17).

Die Stromcomponenten, welche dabei an den seitlichen Armwassergefässen vorbeigehen und in der mittleren Armanlage sich treffen, werden zwar weit schwächer sein, als jede der seitlichen Abzweigungen und daher diesen Arm langsamer wachsen lassen; ihre centrifugale Wir-

Digitized by Google

kung wird aber eine ganz gleiche sein, wie bei den seitlichen, und so geschieht es, dass auch dieser Wassergefässblindsack nicht nur wächst, sondern auch vom Wassergefässbogen sich entfernt und ihn bogenförmig auszieht (Fig. 16 und 17).

Anfangs überwog die mittlere Armanlage über die seitlichen, nachher kehrte sich das Verhältniss um. Die Vortheile der ersteren genossen in noch höherem Maasse die Anlagen der medialen Poli'schen Blasen; auch sie werden jetzt vor der Hand in den Hintergrund gedrängt. Denn, wenn die seitlichen jungen Arme die Hauptstosskraft für sich beanspruchen, durch die Ausbiegungen aber ihrer Ursprungsstellen am Wassergefässbogen Winkel erzeugen und durch diese die Winkel, an welchen zuerst die Poli'schen Blasen sassen, mehr und mehr ausgleichen, so bleibt in der That wenig Kraft mehr, welche die Blasen weiterhin aushöhlen und erweitern sollte, daher ihre relative Kleinheit in Fig. 15 *C* und 16.

So ist durch den Widerstand, welchen der Nervenbogen den inneren Ausstülpungen des Wassergefässschliessungsbogens entgegensetzte, und die dadurch veranlasste Drehung nach aussen das zuerst angelegte Fünfeck, an welchem zwei Ecken durch junge Poli'sche Blasen, drei durch alte Armwassergefässstämme gebildet waren (Holzschn. *III*), allmälig übergeführt in ein Sechseck, dessen Ecken sämmtlich in brachiale Wassergefässstämme auslaufen. Die drei alten richten sich lothrecht nach unten, die drei jungen horizontal nach aussen. Daher kommt es, dass alle Stösse, welche in dem sechseckigen Ringe thätig sind und vor der Hand noch zum bei weitem grössten Theile von der alten Hälfte ausgehen, auf die junge Hälfte centrifugal wirken, indem sie theils die jungen Arme und zwar am meisten die seitlichen, zu verlängern, theils die junge Hälfte des Ringes auszuweiten bestrebt sind. Während dieser Zeit ruhen, wie gesagt, die beiden jungen Poli'schen Blasen mehr oder weniger. Sollte eine dritte, seitliche, atypische angelegt sein, so wird sie sich mehr erweitern, als die beiden medialen, da sie einen bedeutenderen Theil der auf ihrer Seite aus dem alten Gefässringe kommenden Ströme und Stösse auffängt, daher die verhältnissmässig grosse Ausdehnung der linken derartigen Blase in Fig. 14 *C—F*. Die gleichmässige Ausbildung der sämmtlichen jungen Blasen und der Ausgleich im Wachsthum der jungen Arme ist in eine spätere Zeit zu versetzen, wo die junge Körperhälfte der Form der alten durch weitere Umbildung sich nähert (*F*).

Indem die inneren Ausstülpungen des Gefässbogens, die Anlagen der brachialen Wassergefässstämme, auf den Nervenbogen drücken und an diesem Zipfel ausstülpen oder hervorstrecken, indem dann diese Nervenzipfel durch ihre Wachsthumsverdickung die Gefässe zur

Digitized by Google

Drehung oder Pendelbewegung zwingen, welche sie selbst mitmachen, so wird die ganze Armanlage, Gefäss- und Nervenzipfel zusammen, bei der Drehung auf das Bildungsgewebe der Falte (s. o.) einen Druck ausüben und auch von diesem eine Art Hülle bei der Verlängerung vor sich hertreiben. Die mittlere Armanlage kann ihre Drehung ohne weitere Hinternisse ausführen, die seitlichen aber stossen dabei unten und aussen auf den Lippenmuskel ihrer Seite; die Folge ist die, dass der ursprünglich ganz anderen Zwecken dienende Muskel jeder Seite quer durchschnitten und in zwei Theile getrennt wird. Die Fasern jedes Theiles inseriren sich mit den beiden neu entstandenen, einander zugewandten Muskelschnittenden nunmehr an jeder Seite der Hülle von Bildungsgewebe, welche die Armanlage bei der Drehung vor sich hertrieb und mitnahm. Anfangs blieben die Muskelfasern zwar noch ziemlich ungeordnet, wie sie es zuerst waren, allmälig aber drängen sie sich mehr und mehr zu geregelter Lage zusammen. Dadurch werden aus jedem Lippenmuskel zwei typische, zwei interradiale aborale Muskeln; im ganzen entstehen mithin deren vier, wodurch die Gesammtzahl auf die Norm gebracht ist. — Die Hüllen von Bildungsgewebe um die Armanlagen, an welche die Muskeln sich inseriren, werden, wie leicht zu verstehen, zu den äusseren, aboralen Hälften der Mundeckstücke mit ihren Deckknochen (die inneren, adoralen wurden schon bei der Bildung der Zahnträger besprochen).

Die Blutbahn folgt inzwischen den Neubildungen im Wassergefässsystem im allgemeinen und dehnt sich auch in die ausgezogenen Nervenzipfel in Gestalt von Blindsäcken aus, sie betheiligt sich nachher aber aus Mangel an Stromenergie nicht an allen Verbiegungen des Wassergefässbogens im einzelnen. Der centrifugale Strom im Wassergefässbogen treibt die brachialen Wassergefässanlagen nach ihrer Ausrichtung in die äussere horizontale Lage, sich vom Bogen zu entfernen und damit diesen festonartig auszuziehen. Die Kraft, welche eine ähnliche Umformung im Blutgefässschliessungsbogen hervorbringen könnte, wird schon dadurch abgeschwächt, dass die Ausstülpungen dieses Bogens (welcher noch mit dem Wassergefässbogen in derselben Ebene liegt) unter den Ausstülpungen des letzteren, zwischen diesen und den Nervenzipfeln sich hinabziehen, also aus der horizontalen Ebene nach unten abbiegen, wodurch ein Theil der Kraft verloren geht. So kommt es, dass der Nervenblutbogen zwar auch die Knickungen erhält, am Abgange der Arme (anstatt der früheren zwei am Ansatze der Poli'schen Blasen), aber die Knickungen werden, da die ursächliche Kraft fehlt, gar nicht oder doch viel schwächer nach aussen bogenförmig vorgetrieben, als die entsprechenden Theile des Wassergefässbogens. Dadurch entsteht jedesmal

Digitized by Google

an der Abgangsstelle eines Armes ein kleiner Zwischenraum zwischen dem weniger vorgewölbten Nervenblutbogen und der stärkeren Ausbauchung des Wassergefässbogens, ein Zwischenraum von der Form einer Mondsichel. In den übrigen Theilen liegen die beiden Gefässbogen so fest an einander, dass nur wenige Zellen des Bildungsgewebes sich dazwischen einschieben können; in den sichelförmigen Lücken jedoch vermehrt sich dieses Bildungsgewebe sofort (oder drängt sich hinein), um sie auszufüllen, wobei es den Gefässwänden anhaftet. Da in dem bogenförmigen Abschnitt des Wassergefässschliessungsbogens noch dieselben centrifugalen Kräfte thätig sind, welche ihn zuerst hervorriefen, so üben sie, indem sie ihn zu erweitern bemüht sind, zugleich nach beiden Seiten einen Zug aus auf das anhaftende Bildungsgewebe innerhalb des Ausschnittes. Dieses aber wirkt dem Zug und dem darin liegenden Reiz entgegen, indem es sich zu contrahiren beginnt und sich zu Muskelfasern umbildet. Auf diese Weise entsteht der Musculus radialis superior, zunächst als ein Bündelchen äusserst zarter Fasern (Fig. 15 *B Mrs* +). Diesem folgt der inferior aus ähnlichen Ursachen, namentlich infolge der Erweiterung der Ambulacralrinne durch das Wachsthum; und so würde sich continuirlich in jedem Armgliede ein gleichnamiger Muskel bilden, wenn nicht andere Ursachen hindernd dazwischenträten (*F*).

Nun zur weiteren Bildung der Arme! Deren erste Anlage war je eine Wassergefässbogenausstülpung, welche sich bald zu einem geraden Blindsäckchen streckte. Das Säckchen wird vorn (am aboralen, blinden Ende) umfasst von einer nervösen Hülle, welche ihm wie eine Kappe aufsitzt; die Kappe geht über in einen dicken nervösen Strang, welcher dem Wassergefässe unten in seiner ganzen Länge anliegt, bis er am Munde in den Nervenbogen übergeht. Seitlich verdünnt sich der Strang zu einer einfachen Zellenschicht, welche das Wassergefäss umfasst, aber nicht oberhalb desselben zusammenstösst, sondern schon vorher jederseits in das umgebende Gewebe abbiegt. Der Nervenstrang fügt sich aber nicht überall dem Wassergefässe dicht an, sondern nur an den Seiten, unten bleibt ein spaltförmiger Zwischenraum, die Blutbahn. Die Kräfte in diesem System der jungen Armanlage sind der Stoss, welcher das Wassergefäss zu verlängern strebt, und der viel schwächere Stoss in der Blutbahn. Jede Verlängerung des ersteren zieht den Nervenstamm in gleicher Weise mit aus, da die Nervenkappe von ihm vorgeschoben wird. Die Verlängerung aber des Nervenbandes geschieht nicht ohne ein Schritt für Schritt ununterbrochen mitgehendes Dickenwachsthum, welches überall den aus der Verlängerung entspringenden Querschnittverlust auszugleichen sucht. Das Wachsthum scheint durch eine fortwährende Vermehrung der Nervenzellen

Digitized by Google

an der Spitze zu Stande zu kommen. — Das Material, in welches das System bei seiner Verlängerung, in der es die beschriebene Pendelbewegung ausführt, zunächst mitten eindringt, ist der Wulst von jungem Bildungsgewebe, welches die obere Begrenzung des Mundeinganges abgiebt, und von dem die niedrige Falte der späteren Zahnträger nach innen sich erhebt. Die Wirkung ist die, dass das System einen dicken Zapfen des Bildungsgewebes vor sich hertreibt, welcher es sowohl vorn an der Spitze kappenförmig, wie auch ringsum als ein geschlossener Cylinder- oder Kegelmantel einhüllt. Ich habe schon geschildert, wie diese Hülle bei den seitlichen jungen Armen den beiderseitigen Lippenmuskel durchschneidet und theilt. Hat das System mit seiner Hülle von Bildungsgewebe seine Drehung vollendet, so dass es nun horizontal nach aussen gerichtet ist, so hat es bei seiner Verlängerung einen neuen Widerstand zu überwinden. Man fasse die Schnitte *D* und *E* in Fig. 14 ins Auge! Hier ist der Mesenterialsack soweit vorgedrungen, dass er die junge Rückenhaut von dem Mund rechts etwas tiefer abgespalten hat. Die Armanlage trifft daher auf die Rückenhaut, da, wo sie in den Mundwulst umbiegt, sie zieht die Rückenhaut nun auch mit aus, so dass diese oben eine weitere Hülle um die Armanlage bildet, welche ihr vorn als Kappe aufsitzt und seitlich sich an den Cylinder aus Bildungsgewebe anschliesst. Dieser ist von der Rückenhaut durch eine Spalte gesondert, in welche sich eine Verlängerung des Mesenterialsackes einschiebt, um sie auszukleiden. Dem weiten Abstand zwischen Scheibenrücken und Scheibenboden (welchen der Magen einnimmt und bei einem Nachdringen in die junge Körperhälfte beständig zu erweitern sucht) gemäss klafft auch die Spalte im jungen Arme bei ihrem Ursprunge aus der Scheibe weit und verjüngt sich erst allmälig nach der Armspitze zu. Ein so erweiterter Mesenterialraum kann sich im jungen Arme ziemlich lange erhalten, wie z. B. in Fig. 11. In anderen Fällen wird er bald zu der Kleinheit und Enge reducirt, welche ihm im ausgebildeten Arme zukommt (die Ursachen siehe im nächsten Abschnitte). Auf diese Weise gleicht der junge Ophiactisarm dem allgemeinen Schema eines Seesternarmes, wenn man dessen Ambulacralrinne von derbem Gewebe ausgefüllt sein lässt. Dieses Gewebe zusammen mit dem Wirbelmaterial würde dann der Hülle von Bildungsgewebe entsprechen, welche das Gefässsystem des Armes, wie wir sahen, umgiebt, die Rückenhaut aber des Seesternarmes derselben am jungen Arme der Ophiure. Das Bildungsgewebe der Hülle, welches der Gerinnung des ausgetretenen Wassergefässinhalts seinen Ursprung verdankt, besteht noch aus einem mehr oder weniger homogenen Stroma mit eingelagerten Kernen. Zellgrenzen sind nur selten, schwer und undeutlich wahrzunehmen. Ebenso sieht das

Digitized by Google

Gewebe der Rückenhaut aus. Aeusserlich sondert sich eine Cuticula ab. Ausserdem kommt noch fibrilläres Bindegewebe, Pigment u. dergl. hinzu, dessen nähere Besprechung s. sub. G. Wichtig erscheint mir, dass an beiderlei Localitäten, zumal in der Rückenhaut, im Bildungsgewebe sich noch Haufen unveränderter (ungefärbter) Lymphkörperchen befinden, welche direct auf die Entstehung hinweisen.

Der bedeutendste Fortschritt in der Armentwickelung, welcher die gesammte Gliederung der Innen- und Aussentheile begründet, geht wiederum vom stossenden Strome im Wassergefäss aus, der dieses und somit den ganzen Arm zu verlängern sucht. Das Ende des Gefässes dringt bohrend vor, es schiebt die Nervenkappe vor sich her und zieht dadurch das Nervenband, ebenso die ganze Hülle von Bildungsgewebe und die Rückenhaut weiter aus. Das bohrende Vordringen des Wassergefässes wird aber durch die in den verschiedenen Leistungen gesetzten Widerstände gehemmt und eingeschränkt. Sie gestatten dem Gefässe keine so rasche Verlängerung, als der eindringende Strom es verlangt. Infolge dessen erhöht sich der Seitendruck und führt schliesslich zur seitlichen Ausstülpung. Da die Widerstände auf beiden Seiten des Gefässes die gleichen sind, und da ferner der Stoss horizontal geführt wird, so folgt, dass nicht eine Ausstülpung auf einer Seite allein entstehen kann, ohne dass nicht in demselben Momente eine vollkommen symmetrische auf der andern Seite hervorbräche, und dass die Richtung der Ausstülpungen eine horizontale sein müsse. Diese Ausstülpungen, welche zunächst also horizontal nach aussen und vorn schauen, sind die Anlagen des ersten Tentakelpaares.

Das Wassergefäss besteht bis jetzt aus einer homogenen Röhre, mit einem einschichtigen Endothel. Die seitlichen Ausstülpungen oder Tentakelanlagen müssen zunächst ebenso gebaut sein. Sie stossen aber bei ihrem Hervorsprossen auf das Nervenband und zwar auf dessen seitliche obere Verdünnung zu einer annähernd einzelligen Schicht. Sie stülpen sie über sich aus und treiben sie als äussern Ueberzug vor sich her. Die Tentakeln bestehen daher anfangs aus einer zweischichtigen Röhre; die äussere Schicht ist ein einfaches Plattenepithel, ebenso die innere; beide sind durch eine homogene, plasmatische Membran getrennt (Fig. 15).

Ebenso, wie das erste Tentakelpaar, entstehen die folgenden. Sobald das erste Paar durch seitliche Stromabzweigung sich hervorstülpt, muss eine momentane Ruhe oder Verlangsamung im Vordringen, in der Verlängerung des Hauptgefässstammes eintreten; diese dauert an, bis die schwächeren Seitenströme auf stärkere, hemmende Widerstände stossen (welche mit dem Wachsthum durch Materialverdrängung sich

steigern, wie denn z. B. der Widerstand beim Zusammendrücken einer elastischen Platte stetig wächst). Von da an geht der Hauptstoss wieder im Wassergefässstamm fort, treibt diesen weiter vor, bis abermals der Widerstand so stark wird, dass die vom Stamme geforderte Verlängerung ihn überwiegt; dann bricht das zweite Tentakelpaar hervor, und in gewissen Abständen und Pausen das dritte, vierte u. s. f. Die fortwährende Unterbrechung der Geschwindigkeit des Vordringens wird durch das Beispiel der elastischen Platte noch klarer. Der Stoss und die Verlängerung des Hauptwassergefässes drücken das vor ihnen liegende Bildungsgewebe der Armspitze durch ihre Energie zusammen nach Art einer solchen Platte, bis der Widerstand zu gross wird und ein Tentakelpaar hervorruft. Die Ruhe, welche bei dessen Hervortreiben die Spitze geniesst, kommt dem vor ihm liegenden, comprimirten Bildungsgewebe insofern zu gute, als es Zeit hat, durch Wachsthum und Vermehrung sich auszudehnen und dadurch die Compression aufzuheben. Sobald dies erreicht, trifft die vordringende Wassergefässspitze wiederum auf eine uncomprimirte elastische Platte, drückt sie zusammen, bis der dadurch entstandene Widerstand das Vordringen von neuem hindert, den Strom zur seitlichen Abzweigung in ein neues Tentakelpaar zwingt u. s. f. — Während der Zeit der Verlängerung und Bildung neuer Tentakelpaare erhalten die alten fortwährend Stösse, die sie verlängern; daher sind die ältesten, ersten Tentakeln die längsten, die nachfolgenden aber nehmen continuirlich nach der Spitze zu ab, der conischen Aussenform des jungen, noch rings geschlossenen Armes gemäss. Während aber das Hauptgefäss vorn weiter bohrt und sich dadurch an seiner Spitze verlängert, drückt sich die Verlängerung zugleich in einem Ausziehen des Gefässes in jedem einzelnen Theile aus; dies wird unterstützt durch das ununterbrochene Wachsthum aller Organe und Organanlagen an jedem Puncte; so kommt es, dass der Abstand zwischen erstem und zweitem Tentakelpaare, die erste Gliedlänge, am grössten ist und die übrigen nach der Spitze zu ebenso continuirlich abnehmen, wie die Länge der Tentakeln (Fig. 14, 15, 19 *A*).

Die fortwährenden Unterbrechungen und Pausen in dem Vordringen des Wassergefässstammes finden ihren entsprechenden Ausdruck in der Blutbahn und dem Nervenbande, von welchem gesagt ist, dass erstere ähnlichen Stössen unterliegt, wie das Wassergefäss, letzteres aber ununterbrochen fortwächst. Die Folgen, welche daraus für die Blutbahn entstehen, habe ich nicht zu untersuchen vermocht. Sehr deutlich dagegen ist die Wirkung, welche die Unterbrechung im Vordringen und der Armverlängerung auf das Nervenband ausübt. Da dieses keine geschlossene Röhre ist, sondern im Wesentlichen ein Band oder ein solider

Digitized by Google

Cylinder, welcher ununterbrochen sich nach vorn zu verlängern strebt, so führt ein Widerstand, welcher die Spitze am Vordringen hindert, nicht zu seitlichen Ausstülpungen, sondern allein zu einer knopfförmigen Verdickung; auf jedes Armglied oder Tentakelpaar kommt natürlich, da die Ursache die gleiche, je eine Verdickung. Die Summe aller Verdickungen giebt eine perlschnurartige Ganglienkette. Den Wachsthumsverhältnissen gemäss sind die adoralen Knoten die voluminösesten und nehmen nach dem aboralen Ende continuirlich ab (Fig. 11, 15, 19 *A*). Dabei ist aber eine Beziehung von Wichtigkeit: das Nervenband liegt unten einer Platte von Bildungsgewebe auf (der unteren Hälfte des Hüllcylinders oder -kegels, welcher die Armgefässanlage umschliesst). Jedesmal, wenn ein Nervenknopf sich bildet, wird die darunter gelegene Partie dieser Platte zu einer entsprechenden Vertiefung eingedrückt und ausgehöhlt. Wenn dann beim stärkeren Vorstoss nach der Pause das Nervenband im raschen Vordringen wieder sich verdünnt, so wird sich die Platte umgekehrt wieder heben und verdicken. Die Platte zeigt also abwechselnd Verdünnungen und Verdickungen, wie das Nervenband, nur in der umgekehrten Reihenfolge, so dass auf eine Verdickung des Nervenbandes eine Verdünnung der Platte, auf eine Verdünnung der ersteren eine Verdickung der letzteren fällt. So entstehen zwischen den einzelnen Ganglienknoten in ihren unteren Partieen, so weit sie sich über das Nervencommissurensystem nach unten vorwölben, regelmässige Querscheidewände von Bildungsgewebe (Fig. 11, 13, 15 *A*, 19 *A*. *B*. *Ds*).

Der Druck des Nervenbandes auf die untere Platte von Bildungsgewebe bei der Verdickung ruft eine gleichmässige Umformung des (im Querschnitt) sichelförmigen Nervenstranges zum platten Bande hervor, daher der Querschnitt durch ein Ganglion von Fig. 19 *A* etwa dieselbe Umrisszeichnung des Nervenbandes aufweisen würde, wie in Th. I, Fig. 40. — Bei dem weitern Wachsthume des Armes werden die Ganglien mehr in die Länge gedehnt, als sie an Dicke zunehmen, und so verändern sich allmälig die kurzen, dicken Knöpfchen von Fig. 15 *A* oder Fig. 19 *A* in die gestreckten Gestalten, welche wir im ausgebildeten Arme kennen gelernt haben (Fig. 11, 13).

Eine besondere Beachtung erfordern die beiden ersten Ganglien (Fig. 19 *A B*). Ich greife auf die Falte von Bildungsgewebe zurück, welche sich nach innen vom Nervenschliessungsbogen hervordrängt, und sich zwischen diesen und die Mundhöhle legt, deren Begrenzung an dieser Seite bildend. Ich zeigte, wie sie durch die hervorsprossenden Armanlagen zertheilt oder gegliedert wurde, da es ihr bei den entgegenstehenden alten Zahnsäulen nicht freistand, sich beliebig zu verdicken. Die Theilstücke werden zu den jungen Zahnträgern. Durch die Theilung

Digitized by Google

der Falte aber wird das Anfangsstück der Armröhre unten blossgelegt, so dass hier der brachiale Nervenstamm nicht mehr auf einer dicken Platte von Bildungsgewebe ruht, sondern nur von einem dünnen Epithel, bezw. der Cuticula überzogen wird. Da die Platte fehlt, kann sie auch hinter dem ersten Ganglion keine Scheidewand bilden. Hier kommt nun die Elasticität des Nervengewebes den sonstigen Wachsthumsverhältnissen zu Hülfe und bewirkt, dass die beiden ersten Ganglien sich ausgleichen und verschmelzen, daher die fehlende Gliederung im aufsteigenden Theile des brachialen Nervenstammes des fertigen Thieres.

Der Mangel der unteren Platte von Bildungsgewebe spielt auch eine Rolle bei der Bestimmung der Richtung, welche die Tentakeln bei ihrer Ausdehnung einschlagen. Anfangs sahen sie alle nach vorn und aussen in horizontaler Ebene. Ihr weiteres Vordringen wird bedingt durch den Widerstand, welchen sie treffen, sie weichen dahin aus, wo er am kleinsten ist. Das erste Paar muss nach dieser Regel sich nach unten, nach der Mitte des Armes zu krümmen, da hier die Bauchplatte fehlt, also der geringste Widerstand ihnen entgegen ist; sie brechen daher in die Zwischenräume zwischen den Anlagen der Zahnträger durch. Zugleich werden sie, da dicht an ihnen an der adoralen Seite die Bauchplatte einsetzt und auf sie drückt, nach der entgegengesetzten, adoralen gedreht und strecken sich in den Mund hinein (Fig. 15 *A B*, 19 *A B Ts* +). — Die übrigen Tentakelpaare dringen in die seitlichen Theile des Hüllcylinders von Bildungsgewebe ein, da wo sich die obere Decke, die Rückenhaut, an diesen ansetzt. Man könnte vielleicht schon die so gegebenen Widerstände heranziehen, um die Abbiegung der Tentakeln nach unten zu erklären. Mir scheint aber der Gang der Umformung noch anders zu sein. Die erste Folge des seitlichen Vordringens der Tentakeln ist die Vorwölbung der ganzen anliegenden Masse des Bildungsgewebes, welche der Tentakel vor sich herschiebt (Fig. 15 *A* und *B*). Die Ausstülpungen der Haut sind die ersten, später die obersten Stacheln. So verhalten sich diese Stacheln zu den paarigen Tentakeln, wie die Armspitze zu dem letzten, unpaaren (dem Fühler der Seesterne), und die obersten Stacheln und die Armspitze sind insofern homologe Gebilde, als der unpaare Tentakel mit den seitlichen ursächlich übereinstimmt. — Indem aber das Bildungsgewebe in der Vorwölbung zugleich einen Reiz erfährt, wächst es und verdickt sich's (dieselbe Figur); und diese Verdickung verstärkt wiederum den Widerstand, welcher den Tentakel beim Vordringen in dieser Richtung beeinträchtigt; er wird gezwungen, nach unten auszuweichen. Dazu kommt ein anderer Umstand. Indem der Magen nach der neuen Körperhälfte zu sich aus-



Digitized by Google

weitet, sucht er stetig die Rückenhaut vom Boden zu entfernen und in die Höhe zu heben; diese Wirkung erstreckt sich sachgemäss über die Scheibe hinaus in die Arme; daher deren mesenteriale Höhle sich fortwährend erweitert (vergl. Fig. 11). Durch dieses Emporheben der Rückenhaut wird die erste Stachelanlage zugleich mit in die Höhe gezogen und dem Stosse im Tentakel allmälig entrückt, dieser wirkt daher auf die vertical darunter befindliche Hautpartie gerade so, wie bei der Vorwölbung des ersten Stachels auf diesen; es entsteht die Ausstülpung des zweiten Stachels (von oben nach unten gerechnet), weiter die des dritten und vierten, falls die Erweiterung des brachialen Mesenterialraumes hinreicht, um die früheren immer wieder dem Tentakel zu entziehen; dass sie nicht immer genügend ist, was man nach der Abnahme des Lumens nach der Armspitze zu erwartet, beweist die Abnahme der Stachelzahl an der Armspitze.

Noch einmal kehre ich zurück zum ersten Tentakelpaare. Dieses (bezw. seine Wassergefässe) entspringt in der ausgebildeten Ophiactis aus dem Wassergefässringe. Es fragt sich, ob es bei seiner Entstehung denselben Ursprung nimmt. Die Frage muss deshalb betont werden, weil bei der Comatula etwas ähnliches vorkommt. Hier lassen Thomson und Götte (VII und I) eine Anzahl von Tentakeln unmittelbar aus dem Ringe hervorsprossen. Ich habe zwar Schnitte von solchen Stufen, wo erst das fragliche Tentakelpaar ausser dem brachialen Wassergefässstamm angelegt ist, aber sie sind zu unklar, um einen bestimmten Schluss darauf zu gründen. Seine Lagebeziehung indess in den nächstfolgenden Entwickelungsstufen berechtigt mich, wie ich glaube, seine Abstammung aus dem Wassergefässringe, bezw. dessen Schliessungsbogen, zu verneinen. In Fig. 15 *C* entspringt es zwar bereits aus dem Bogen, jedoch ist die Entfernung beider Ursprungsstellen geringer, als sie es nach dem Verhalten im fertigen Thiere sein müsste; ebenso ist die Richtung dieser Tentakelgefässe noch eine solche, wie bei den übrigen. Das lässt sich aber am einfachsten so combiniren, dass dieses Tentakelpaar aus denselben Ursachen, wie die übrigen vom Armwassergefäss ausgestülpt wird, und das bereits da, wo der Stamm an den Bogen ansetzt. So dringt der Strom allerdings vom Bogen direct in das erste Tentakelpaar ein. Ich beziehe mich beispielsweise auf den Strom *a h* in Holzschn. *IV* des vorigen Abschnittes. Dieser Strom bildet mit der von ihm ausgesendeten Abzweigung, welche in den linken der ersten Tentakel (Fig. 15 *C*) eindringt, einen spitzen Winkel, wird also mit möglichst ungünstigen Bedingungen fast in die entgegengesetzte Richtung umgekehrt. Seine mechanische Wirkung muss das Bestreben sein, den Winkel zu erweitern und dadurch die Communication zu erleichtern. Der Effect

Digitized by Google

des Bestrebens ist die Abdrängung und Entfernung des Tentakelursprunges von seiner ursprünglichen Stelle am Uebergange des brachialen Wassergefässstammes in den Bogen. So kommt dieses Tentakelwassergefäss allmälig in die Lage, welche ich ihm im ersten Theile bei der anatomischen Beschreibung gegeben habe, wo es in ziemlichem Abstande vom Abgangspuncte des brachialen Wassergefässstammes aus dem Wassergefässringe herabsteigt. — Die nachträgliche Communication zwischen erstem und zweitem Tentakelwassergefässe, vermittelst Durchbohrung der Mundeckstücke, habe ich nicht verfolgt, doch ist sie unschwer aus der Combination der Regenerationsgeschichte und der Anatomie zu construiren. — Die Anlage des ersten (und zweiten) Tentakelpaares erfolgt der Natur der Sache nach schon sehr früh, früher als die Armanlage bei der Drehung von innen nach aussen die äussere horizontale Lage erreicht. Ein Arm, welcher so weit sich gedreht hat, besitzt regelmässig schon einige Tentakelpaare mehr, als die späteren Mundsauger, etwa drei, vier oder fünf. Es erhellt wohl, dass diese Complication für die Theorie der Tentakelentstehung ohne Belang ist.

### F. Vollendung der morphologischen Anlage der neuen Körperhälfte.

Die regeneratorische Entwickelung der jungen Arme ist bis zu dem Punct hinaufgeführt worden, wo aus ihrer Anlage in den gröbsten Umrissen, von den Bauchplatten etwa abgesehen, ebensogut der Arm eines Seesternes, wie der einer Ophiure hervorgehen könnte. Es kommt darauf an, zu zeigen, wie die Armanlagen aus der allgemeinen Form in die specifische übergeführt werden. Ich habe oben die Anlagen der brachialen Wassergefässstämme so geschildert, als wenn sie bei ihrer Drehung von der ursprünglichen Richtung nach innen in die nach aussen endlich in die horizontale Lage übergingen. Damit habe ich mir eine Ungenauigkeit erlaubt im Interesse vereinfachter Darstellung, eine Ungenauigkeit, deren Unschädlichkeit für die obigen Erörterungen aus der einfachsten Ueberlegung klar wird. Die Tendenz der Ströme ist die, die jungen Armwassergefässe in die horizontale Richtung nach aussen überzuleiten; und sie würden das Ziel erreichen, wenn ihnen nicht eine andere Kraft entgegenwirkte, welche dem Anfangstheile des brachialen Wassergefässes nicht gestattet, über eine zunächst allerdings schwach nach unten sehende Richtung nach aussen sich zu strecken. Weiterhin wird das fragliche Gefäss wirklich horizontal; aber es gelingt nicht, wie Fig. 15 *C* zeigt, zugleich den Wassergefässbogen und die jungen Wassergefässstämme in denselben, leidlich dünnen Horizontalschnitt zu bekommen. Man hat daher im vorigen Abschnitte für den Beginn des



Digitized by Google

Wassergefässes an Stelle der horizontalen Ebene eine nach Maassgabe der Gefässbiegung nach unten geneigte Ebene zu setzen und wird dann dieselben Wirkungen, welche von der Ebene unabhängig waren, erhalten. — Die Kraft, welche die Beugung des Armes, die jetzt näher zu schildern ist, erzeugt, ist die Summe aller der Einzelkräfte, -ströme und -stösse, welche den Magen und den Mesenterialraum in die neue Körperhälfte hineintreiben. Der Magen aber wird nicht eher im Gleichgewichte sein, als bis seine regenerirte Hälfte der alten nach Ausdehnung und Form gleich, bezw. symmetrisch geworden ist, d. h. bis er die Gestalt eines ausgebildeten Magens erreicht hat. Dasselbe gilt von der Leibeshöhle. Zur besseren Veranschaulichung der Kraft mag folgende Vorstellung dienen! Man denke sich die Scheibe der Ophiactis, ohne die Arme, als einen plattgedrückten Sack, wie er ihrer Hautoberfläche entspricht. Der Sack soll einen glatten Boden haben. In der Mitte soll sich zwischen Decke und Boden eine starke, cylindrische, verticale Säule ausspannen, welche beide verbindet; die Säule entspricht dem Kauapparate. Dann wird das Cavum des Sackes zu einem hohlen Ringe. In diesem Ringe soll ein horizontaler Strom unausgesetzt circuliren. Jetzt wird das Ganze durch einen Verticalschnitt halbirt, und die Schnittflächen werden durch je eine senkrechte Wand verschlossen. Die Stromkraft soll dabei in jeder Hälfte fortdauern. Sie wird das Bestreben haben, den Ring wieder zu vervollständigen, durch Stösse auf die Querwand. Es gelinge ihr das zunächst (den ersten Vorgängen bei der Regeneration gemäss) durch irgend welche Zufälligkeit in der oberen Hälfte durch Ansatz eines kleineren, mit dem alten communicirenden Halbringes mit dehnbaren Wandungen. Dann ist der weitere Effect des Stromes der, die Wandungen des jungen Halbringes um so viel zu erweitern, bis er dem alten gleichgebildet, resp. symmetrisch ist. — Dieses Beispiel passt nun vor allem deshalb nicht ganz auf die Wirklichkeit, weil die thätigen Kräfte nicht in einen horizontalen, kreisförmigen Strom zusammengefasst werden können. Nichtsdestoweniger muss dieser Strom die Hauptkraft bleiben. Da der Wassergefässbogen bei seiner Herabsenkung in die horizontale Lage mit dem alten Wassergefässringe in dieselbe Ebene zu liegen kommt, und da die jungen Armwassergefässstämme mit ihrer unbedeutenden Senkung in eine nur wenig tiefere Ebene, die alten aber bei der beträchtlichen Länge ihrer aufsteigenden Theile in einer entsprechend tieferen Ebene liegen, da ausserdem die jungen Armtheile unter den Gefässstämmen in ihrer (verticalen) Dicke schwächer sind, als die alten, so steht die untere (horizontale) Begrenzungsebene der jungen Körperhälfte um eine ziemlich bedeutende Distanz höher als die der alten. Werden die beiden Hälften mit diesem

Digitized by Google

Abstande ihrer unteren Ebenen aneinandergesetzt, so bleibt in der verticalen Ansatz- oder Berührungsebene rechts und links unten eine Lücke, wo die Seiten der alten Hälfte die der jungen überragen. Diese Lücken werden ausgefüllt und geschlossen durch zwei verticale (oder schräge) Wände, die Reste der ursprünglichen Verschlusswand der Körperhälfte nach der Theilung. Die Leibeshöhle hat in der unteren Hälfte ihre grösste Weite und Ausdehnung, daher die aus den Körper-, Magenbewegungen etc. resultirenden Kräfte hier am wirksamsten sein müssen. Ihre Wirkung wird sein ein Druck auf jene beiden verticalen Wände, und der wird sie in ihren oberen Theilen immer mehr nach aussen zu neigen suchen, damit aber zugleich die untere Begrenzungsebene der jungen Körperhälfte herabdrücken, bis sie mit der der alten zusammenfällt. — Man hat indess kein Recht, die sämmtlichen Kräfte (Stösse und Ströme) in der Leibeshöhle allein in dieser horizontalen Richtung wirken zu lassen; sie werden vielmehr, wie die im Magen, den wechselnden Körperbewegungen zufolge, in allen möglichen Richtungen des Raumes thätig sein. Dabei können nur die in Betracht kommen, welche nach der neuen Körperhälfte zu gerichtet sind; und diese sind allerdings bei der Form des halbirten Thieres bei weitem die meisten. Man wird alle diese Kräfte zerlegen können in drei Componenten, jede von einer besonderen Wirkungsfähigkeit. Die erste Componente richtet sich vertical nach oben, die zweite horizontal nach vorn, die dritte ist der ersten entgegengesetzt und sieht vertical nach unten. Die Arbeit, welche die erste Componente leistet, bezieht sich auf den Rückentheil von Scheibenhaut, Magen und Mesenterium. Sie bringt alle drei auf die gleiche Niveauhöhe mit denselben Theilen der alten Körperhälfte. Die zweite, horizontale Componente treibt theils den Magen nach vorn in die neue Körperhälfte und den Mesenterialsack ebenfalls in diese und zugleich in die jungen Arme hinein, theils sucht sie die untere Begrenzungsebene der jungen Körperhälfte in die der alten herabzudrücken; dieser Antheil ist die vorhin bei dem Beispiele mit dem Ringe besprochene Stromkraft. Die dritte Componente sucht den Boden des Magens, die ganze Unterhälfte der Arme und deren Rückenhaut soweit herabzudrücken, bis jedes dieser Organe mit dem gleichnamigen der alten Körperhälfte in derselben Ebene liegt. — Sobald durch diese Kräfte (zusammen mit denen im Wassergefässsystem und in der Blutbahn) die neue Körperhälfte zum Umfange der alten ungefähr herangebildet ist, sind zugleich die Kräfte sämmtlich vernichtet, durch die annähernde Coïncidenz nämlich der morphologischen und der histologischen Ausbildung der jungen Körperhälfte, welche dadurch befähigt und gezwungen wird, durch Thätigkeit dieselben Kräfte

Digitized by Google

zu erzeugen und sie denen der alten Hälfte entgegenzusetzen. Hier betrachte ich nun den zweiten Antheil der zweiten Componente und die dritte. Da die Wirkung beider nach unten geht, so ist ihr Effect erstens ein Herabdrücken der Armrückenhaut, bezw. Verengerung des brachialen Mesenterialraumes, zweitens aber ein Herabdrücken des ganzen unteren Armcylinders, bezw. Knickung des Anfangstheiles des brachialen Armwassergefässes. (Eine Knickung kommt dadurch zu Stande, dass der Wassergefässring durch die in ihm circulirenden Ströme in der horizontalen Ebene erhalten wird, der Ansatzpunct des brachialen Wassergefässes also festbleibt.) Die Verengerung des Armes zusammen mit der Knickung bringt alle Veränderungen hervor, welche die morphologische Ausbildung der jungen Körperhälfte noch durchzumachen hat, mit Ausnahme allein der seitlichen Poli'schen Blasen und der Madreporenplatte mit Herz und Steincanal.

Die erste Wirkung der Knickung bezieht sich auf das Material an Bildungsgewebe zwischen dem brachialen Wassergefässstamm und seiner Blutbahn, aus welchem ich schon oben (E) den Musculus radialis superior abgeleitet hatte. So lange das Armwassergefäss eine annähernd horizontale Lage hat, kann es die Blutbahn nicht direct berühren, obgleich es diese vermöge der vorn ihr aufsitzenden Nervenkappe erst auszieht und herstellt. Der Grund liegt in der Verschiedenheit der Ebenen, welche der Nerven- und der Wassergefässbogen bei ihrer Herabsenkung in die horizontale Lage einnehmen. Während früher der erstere den letzteren überragt, liegt jetzt umgekehrt seine Ebene tiefer als die des letzteren, entsprechend der Lagebeziehung zwischen den alten Gefässringen. Demgemäss liegt der Anfangspunct des brachialen Wassergefässes soviel über dem Anfangspuncte des brachialen Nerven, als die Ebenen der betreffenden Bögen von einander abstehen. Zugleich liegt jener Punct ein Stück nach aussen von diesem, aus oben erörterten Gründen. Wird nun von ersterem Puncte eine horizontale Linie nach aussen geführt (das brachiale Wassergefäss), deren jedesmaliger Endpunct durch eine zweite Linie (den brachialen Nerven) mit dem zweiten Puncte verbunden ist, so bilden beide Linien einen spitzen Winkel, welcher sich vergrössert, wenn die Wassergefässlinie sich mit der Spize etwas neigt. In diesen offenen Winkel, resp. Keil, dringt von beiden Seiten her junges Bildungsgewebe ein, natürlich an der Oeffnung des Winkels am adoralen Ende am massigsten, nach aussen sich allmälig verdünnend (Fig. 19 *A*). Der erste Abschnitt dieses Keiles von Bildungsgewebe wurde zum Musc. rad. superior, der zweite (unter dem zweiten Tentakelpaare) zum inferior. Die Kette dieser Muskeln würde bis zur Armspitze weitergeführt werden, wenn nicht durch die Knickung das

Digitized by Google

Wassergefäss sich hinter dem zweiten Muskel mit der Blutbahn berührte und dadurch das noch indifferente Muskelmaterial aus dem Keil wieder verdrängte. So wird also die Ausbildung dieser Muskelreihe über den zweiten hinaus verhindert; doch habe ich schon im ersten Theile (p. 442) dargethan, dass auch noch Andeutungen eines dritten vorkommen.

Die andere Wirkung der horizontalen und senkrecht nach unten gerichteten Kräfte war die Herabdrückung der Armrückenhaut gegen den inneren, unteren Armcylinder. Man kann sich leicht vorstellen, dass die Tentakeln, wenn sie bei ihrer Ausstülpung das vorliegende Bildungsgewebe verdrängen, dieses auch zu je einer Erhöhung vertical über sich hinaufschieben. Die Herabdrückung des Armrückens muss den (im Längsschnitt) keilförmigen Mesenterialraum immer mehr verschmälern, so dass des Keils Winkel immer spitzer wird (vergl. die Breite des Keils in Fig. 11 mit seiner Schmalheit in Fig. 19)[1]. Wird der Keil schmal oder flach genug, so berührt die Rückenhaut die Buckeln des unteren Armcylinders, und zwar offenbar zuerst an der Armspitze und von da immer weiter nach der Scheibe zu, der Keilform gemäss. Diese Berührungspuncte, welche sogleich zu einer Verschmelzung führen, sind die nachherigen vorderen, oberen Verbindungen oder Gelenke der Wirbel mit der Rückenhaut (Th. I, Cap. I. 1, Cap. II. 1 θ). Die Weite des brachialen Mesenterialraumes correspondirt keineswegs mit der morphologischen Ausbildung; sie kann bei jüngeren Armen bedeutender sein als bei grösseren (z. B. Fig. 19 *A* gegen Fig. 11; noch früher ist die Verbindung entstanden in Fig. 15 *C*); die Berührung wird um so mehr verzögert, je grösser das ganze Individuum ist, da hier alle Zwischenräume bedeutender, die jungen Armanlagen aber nicht entsprechend massiger sind; sie wird andererseits sehr beeinflusst von der Magenerweiterung, welche bei der sehr wechselnden Magenthätigkeit den meisten Schwankungen unterliegt. — Die Verbindungen des unteren Armcylinders mit der Rückenhaut bedingen bei dem weiteren Wachsthume die morphologische Vollendung der Wirbel. Während der Arm sich verlängert, wird er zugleich an jeder schon bestehenden Stelle dicker, die sämmtlichen Querschnittdimensionen also grösser. So wächst auch der brachiale Mesenterialraum, obgleich er in Beziehung auf den ganzen Arm durch Herabdrückung der Rückenhaut abnimmt, doch an jedem einzelnen Querschnittpuncte. Dadurch werden die Verbindungspuncte zwischen der oberen, mesenterialen Fläche des unteren Armcylinders (je über einem Tentakel) und der Rückenhaut mit der letzteren in die Höhe gezogen.

1) Die Herabdrückung bringt nebenbei eine Knickung der Rückenhaut am Uebergange des Scheibentheiles in den Armtheil zu Stande, und diese eine wulstförmige Verdickung an derselben Stelle (Fig. 19 *A*).

Digitized by Google

Der dabei wirkende Zug findet einen recht augenfälligen, sichtbaren Ausdruck. Das Bildungsgewebe verkalkt bereits. Die kleinen Kalkstäbe in der Contactstelle werden durch den Zug so ausgerichtet, dass sie ungefähr den Zugkräften folgen. Sie bilden ein nach oben ausstrahlendes Bündel, wachsen der Zugkraft gemäss und überragen so an Länge und Dicke die übrigen Kalkbälkchen. Im Schnitte des entkalkten Armes kommen an ihrer Stelle stabförmige Lücken zum Vorschein (Fig. 13 und 15 *C. b*), welche ich mir anfangs nicht zu erklären wusste, bis ich bemerkte, dass die Rückenhaut des Armes, zu dem Fig. 13 gehört, sich erst ganz kürzlich mit dem Cylinder verbunden haben konnte (die Verbindung fehlte an den nächsten adoralen Gliedern), daher die Zugkraft hier eben frisch thätig sein musste. — Bei dem Zuge und den daraus folgenden Veränderungen kommt noch ein anderes Verhältniss ins Spiel. Die Zugkraft, welche den Arm verlängert, habe ich in das Wassergefäss verlegt; dessen Spitze trieb zunächst die nervöse Haube, darüber die des Cylinders aus Bildungsgewebe, endlich die der Rückenhaut vor sich her. Die dadurch gesetzte Ausziehung des Nervenbandes verlangt nach dessen Volum die mindeste Kraft, wird daher von mir vernachlässigt; bedeutend mehr verlangt die des Hüllcylinders, ist aber bei dessen rings gleichförmigen Dicke für die hier beabsichtigte Erörterung ohne Belang; die Kraft, welche gefordert wird, um die Rückenhaut mit auszuziehen, ist einerseits, bei deren Ausdehnung bis zu den Seiten hinunter, bedeutend, andererseits muss sie die Richtung des brachialen Wassergefässstammes beeinflussen. Da der Widerstand, welcher in der Verlängerung der Rückenhaut liegt, nur einseitig wirkt, nämlich oben, da also z. B. in Fig. 19 *A* die gerade Linie *i i* der Verlängerung widerstrebt, so muss das sich fortwährend verlängernde Wassergefäss sich biegen, und zwar in einem nach unten convexen Bogen. Daher verläuft die untere Seite der jungen Arme niemals horizontal, wie ich's im vorigen Abschnitt annahm, sondern beschreibt denselben Bogen wie das Wassergefäss (Fig. 11, 19 *A*). Die Biegung enthält nun ein Moment, um welches es mir hier zu thun war, nämlich ein anfängliches Zurückbleiben im Wachsthum der Armrückenhaut gegen das des Armcylinders[1]. Auf diese Art wird jeder Punct der Rückenhaut, welcher in

[1] Die Grenze des Zurückbleibens, also der Anfang des gleichen Wachsthums, liegt in den Folgen der Unregelmässigkeit selbst; wie denn jede Bewegung und jede Kraft, welche bei der Regeneration vorkommt, durch ihre Dauer selbst ihren Widerstand vermehrt, wie z. B. der Stoss an der Spitze des jungen Armwassergefässes selbst die Ursache wird zur Unterbrechung der Verlängerung durch erhöhte Compression des Bildungsgewebes. Nach demselben Gesetze liegt die fragliche Grenzbestimmung in der durch die Differenz zuerst mit bedingten, immer festeren Verbindung zwischen Rückenhaut und Armcylinder.

Digitized by Google

einem Augenblicke senkrecht über einem Puncte des Armcylinders lag, im nächsten seine Beziehung zu diesem dahin geändert haben, dass das Loth durch den Rückenhautspunct näher nach dem Munde zu liegt, als das durch den Punct des Armcylinders. Wenn also vorhin durch die absolute Erweiterung des Mesenterialraumes die Verbindungen zwischen Rückenhaut und Cylinder, welche durch relative Verengerung entstanden, zu kurzen Säulen senkrecht in die Höhe gezogen wurden, so liegt durch das ungleiche Wachsthum von Rückenhaut und Cylinder das obere Ende der Säulen (je eine über jedem Tentakel) weiter nach dem Munde zu, als das untere, der durch ein Säulenpaar entstehende Wirbel ist demgemäss mit seinem unteren Ansatze an der Bauchplatte der Armspitze immer mehr genähert als mit seinen oberen Verbindungen mit der Rückenhaut. Durch diese Veränderungen kommt die schliessliche Wirbelform im Détail zu Stande. Man denke sich den Armcylinder getheilt durch ideelle, verticale Scheidewände, je eine zwischen zwei benachbarten Tentakelpaaren, so ist jedes Theilstück dasselbe, was ich eben eine, resp. ein Paar Säulen nannte. Es verbindet sich unten zu beiden Seiten des Nervenbandes mit der Bauchplatte vor und hinter jedem Tentakel, ebenso hat es oben zwei Verbindungspuncte mit der Rückenhaut. Dieses Stück Bildungsgewebe wird oben emporgehoben und verlängert. Dieser Zug hebt zugleich den Anfangstheil des Tentakels (der Wassergefässstamm ist fest) in die Höhe; das geschieht nicht anders, als durch eine Krümmung dieses Tentakels (bezw. seines nachherigen Wassergefässes) in einem nach oben convexen Bogen, dem ersten Anfange der Schleife des Tentakelwassergefässes (Th. I, Cap. V, A 1). Sind die Schleifen genug emporgehoben, so vereinigen sich ihre Abgangspuncte aus dem Wassergefässstamme zu einer einzigen Gefässwurzel über diesem. Gleichzeitig wird der obere Theil des Wirbels nach dem Munde zu verschoben, bezw. zurückgehalten. Dieser Theil steht daher nicht mehr senkrecht über dem Tentakelaustritt, sondern das Loth trifft den Wassergefässstamm vor diesem nach dem Munde zu. Da dabei der senkrechte Zug nach oben fortdauert, so bewirkt er die Loslösung der Bildungsgewebssäule von der Bauchplatte an dieser Stelle. Die adorale Verrückung aber der oberen Säulenhälfte verschiebt zugleich den weiter und weiter emporgehobenen obersten Punct der Tentakelgefässschleife nach dem Munde zu, zieht die Schleife entsprechend aus und verbiegt sie. So haben wir endlich die vollendete Wirbelform erhalten; der Wirbel hat zwei obere Verbindungen mit der Rücken- und vier untere mit der Bauchhaut, jederseits eine vor und eine hinter dem Tentakel. Die Canalisirung oder Durchbohrung des Wirbelkörpers zur Aufnahme der Tentakelgefässschleifen ist die in der Anatomie beschriebene.

Digitized by Google

Es lag in der Entstehung der Tentakeln durch ausstülpende Ströme, dass die vorderen, adoralen die längsten sind, die nachfolgenden continuirlich an Länge abnehmen. (Dasselbe muss von allen Armtheilen gesagt werden.) Das erste Tentakelpaar, das der oberen Mundsauger, hat bei seinem seitlichen Vordringen den geringsten Widerstand zu überwinden, es bricht zuerst durch. Erst nach relativ beträchtlicher Zeit gelangt das zweite Paar zum Durchbruch und streckt seine Spitze ins Seewasser; nach der Armspitze fortschreitend folgen die andern. Da die wirksamen Kräfte bei der Armbildung die Ströme und Stösse in den Wassergefässen waren, so wird die morphologische Vollendung des Armes im Wesentlichen erreicht sein, wenn alle Tentakeln bis zur Spitze, auch der unpaare oder die Wassergefässspitze, durchgebrochen sind. Die Spitze wird mit den Nachbartentakeln zugleich durchbrechen; denn sie wird in demselben Augenblick aufhören, durch Erhöhung des Seitendruckes neue Tentakelpaare auszustülpen, wo der Widerstand, welcher in ihr dem Hauptstrome entgegensteht, derselbe ist, wie der, welcher die Seitenströme im letzten Paare hemmt. Dann wird sich die Stromkraft in die Spitze und die nächstliegenden Paare (von denen dasselbe gilt, wie vom letzten) gleichmässig vertheilen, also auch zu gleicher Zeit die Widerstände überwinden und zu gleicher Zeit den Durchbruch der Spitze und der Nachbartentakeln bewirken. Nachdem alle Tentakelpaare ins Freie gelangt sind, vertheilt sich die Stromkraft in der Weise, dass sie die continuirliche Abnahme der Tentakellängen nach der Armspitze aufhebt, vielmehr alle Tentakeln zu gleichem Umfange hervortreibt, ja die Spitze und ihre Umgebung dabei vielleicht sogar noch etwas begünstigt[1]).

In gleicher Zeit wird auch am adoralen Armende und der jungen Scheibenhälfte die morphologische Ausbildung ihrem Abschlusse entgegengeführt, durch Ausweitung der letzteren und Aufrichtung der Zahnträger. Die Kräfte, welche die Ausweitung der Scheibe hervorrufen, sind oben genugsam erörtert worden. Man hat nur weniges aus den Armanlagen abzuleiten, um der Scheibe ihre definitive Form zu geben. Der Zusammenhang der Rückenhaut mit den Seiten des Armcylinders wird sie daran möglichst festzuhalten suchen, daher die interradialen Ausbauchungen. Durch diese wird weiterhin Raum geschaffen für die Expansion der beiden medialen Poli'schen Blasen, welche vor-

1) Der Grund dafür liegt in der Histologie. Sobald die ersten Tentakeln frei geworden sind, erhalten sie ihre Musculatur (G 7) und setzen dadurch ihrer Verlängerung einen von ihnen selbst erzeugten Widerstand entgegen. Sie treiben daher den Strom immer mehr und mehr nach der Spitze zu, deren Tentakeln er zu gute kommt.

Digitized by Google

hin durch das Bestreben der jungen Arme, nach aussen in die horizontale Lage sich auszurichten, unterdrückt und in ihrer Fortbildung gehemmt waren. Falls von dem lateralen Blasenpaare noch eine oder beide fehlen sollten, werden sie durch das allmälig hergestellte Gleichgewicht der im Wassergefässsystem circulirenden Ströme hervorgestülpt; ich sprach schon die Vermuthung aus, dass die Ansatzstelle des Wassergefässschliessungsbogens am alten Gefässring dem Seitendrucke des Stromes auf die Wandung die beste Gelegenheit dazu geben möchte. Die Entstehung der Geschlechtsorgane, welche durch ihre Schwankungen im fertigen Thiere bereits ihre weniger typische Anlage bekunden, habe ich nicht verfolgt, ebensowenig den wahrscheinlich von jenen abhängigen Durchbruch der Genitalspalten, auch die Entstehung der Wassergefässe der Leibeshöhle nicht.

Durch die Knickung der jungen Arme, zumal ihrer Wassergefässstämme, werden die Zahnträger nach innen aufgerichtet und den alten symmetrisch gegenübergestellt. Durch die vorherige Streckung der Wassergefässe horizontal nach aussen waren sie beeinträchtigt und mit nach unten und aussen gezogen und gedreht, von den gleichnamigen alten Organen also entfernt. Ein Horizontalschnitt durch den Nervenbogen, welcher beim erwachsenen Thiere auf den Zahnträgern in einer in sie eingegrabenen Rinne ruht, fasste die Zahnträgeranlagen bei entsprechenden Stadien nicht mehr mit (Fig. 15 *C*). Die Knickung der Arme holt sie wieder herein und richtet sie auf. Dieselbe Ursache bringt auch die beiden Mundtentakelpaare in die richtige Lage. Das obere richtet sich auf nach innen und oben, das zweite dreht sich aus der Richtung nach unten und aussen in die nach unten und innen. — Da das Armwassergefäss vorher annähernd horizontal gestreckt war, so muss das Material des Cylinders von Bildungsgewebe, welches über ihm liegt, in jedem Abschnitt über je einem Tentakelpaare einander so gleichwerthig oder homolog sein, als diese selbst. Daraus folgt die Homologie (Homodynamie) zwischen den Mundeckstücken und den übrigen Wirbeln. Von aller Abgliederung, resp. Gelenkflächenbildung, welche erst nachträglich aus anderen Ursachen entsteht, abgesehen, hat man die aboralen Hälften zweier conjugirten Mundeckstücke zu nehmen (nicht die ganzen, da die adoralen Hälften der Zahnträger einen andern Ursprung haben, von jener Bildungsgewebsfalte her), sie als gemeinsames, einheitliches Stück zu behandeln und durch einen Horizontalschnitt zu theilen. Dann entspricht jedes Theilstück einem nachherigen Wirbel.

Sind die Vorgänge so weit gediehen, so ist die morphologische Ausbildung der neuen Körperhälfte so gut wie vollendet. Kräfte und Stoff

Digitized by Google

dazu sind von der alten geliefert worden, anfangs eine grosse Kraftsumme, welche nachher von Stufe zu Stufe gemindert wurde, bis sie zuletzt mit der völligen Ausbildung der jungen Hälfte erschöpft und vernichtet war. Die Verminderung wurde bewirkt durch die der morphologischen entgegengesetzte histologische (physiologische) Ausbildung, welche im nächsten Abschnitt besprochen werden soll. Jeder Schritt vorwärts in der histologischen Differenzirung entwickelt in der jungen Körperhälfte selbständige Kräfte, welche den aus der alten zugeführten entgegengesetzt sind, deren Summe also diese um ihren eigenen Werth vermindert. Die Production der Kräfte (Ströme, Stösse etc.) in der jungen Körperhälfte durch die histologische Ausbildung liegt darin, dass jede Zunahme derselben die junge Körperhälfte um einen entsprechenden Schritt in das wirkliche, physiologische Leben hineinführt (ein Muskel kann nicht entstehen oder existiren, ohne thätig zu sein und dergl. m.). Andererseits wird durch jede histologische Veränderung das indifferente Bildungsmaterial so umgeändert, dass es der morphologischen Umbildung selbständige Kräfte und Widerstände entgegensetzt (wie denn ein Stoss auf einen Muskel oder Nerven ganz anders wirken muss, als einer auf ein indifferentes Plasma- oder Zellpolster) und sie dadurch hemmt. Auch die Summe dieser Widerstände muss von der Kraftsumme, welche aus der alten Körperhälfte stammt, abgezogen werden, um deren reelle Wirkungsfähigkeit zu erhalten. Man wird daher die Kräftesumme, welche von der alten Körperhälfte geliefert wird und in deren Lebensthätigkeiten ihren Grund hat, und welche die Ursache wird zur morphologischen Ausbildung der jungen Körperhälfte, definiren können als die Summe der Ueberschüsse der Kräftesummen, welche die alte Körperhälfte durch Nahrungsaufnahme, Respiration etc. fortwährend erzeugt und der neuen zuzuführen gezwungen ist, über die Kräftesummen, welche die junge Körperhälfte durch allmälige Zunahme der histologischen Differenzirung und der daraus folgenden physiologischen Functionen hervorbringt. Darin, dass die histologische Differenzirung im allgemeinen (nicht im einzelnen) mit der morphologischen Formung gleichen Schritt hält, liegt der Grund, dass sie auch ungefähr vollendet sein wird, wenn die junge Körperhälfte morphologisch entwickelt und dabei zum Umfange der alten hinaufgeführt ist. Das bedingt aber weiter, dass die Kräftesumme, welche die junge Hälfte nun erzeugt, gerade so gross ist, als die der alten, daher kein Ueberschuss mehr da ist. Beide Kräftesummen halten sich jetzt das Gleichgewicht, sie leisten nichts mehr zur weiteren morphologischen Plastik, wohl aber zum Wachsthume des gesammten Individuums, was uns hier nichts angeht.

Digitized by Google

Bevor ich zur Histogenese übergehe, gestatte man mir, auf die früheren Erörterungen nochmals zurückgreifend, einen Ausnahmefall zu erläutern, welcher für die Richtigkeit der oben betrachteten Kraft- (Strom- oder Stoss-) Veränderungen im Laufe der Regeneration bestätigend eintritt. In Fig. 15 entspringen die beiden rechten jungen Arme (der mediane und der rechte seitliche) mit gemeinsamer Wurzel aus dem Wassergefässbogen; nichtsdestoweniger sind die zugehörigen inneren Zahnträgerhälften, deren Entstehungsursache ich oben auf die Arme zurückgeführt habe, regelmässig auf die ihnen später gebührenden Plätze, also unabhängig von der Armverschiebung, vertheilt. Es müsste die oben behauptete Abhängigkeit beider Anlagen durch diese anscheinende Unabhängigkeit vernichtet werden, wenn nicht die allmälige Veränderung der Kräfte, welche den Arm bildeten, während er die innere Falte in Querglieder theilte, in ganz andere, die seine Bildung fortführen, die Abnormität vollkommen erklärte. Die Arme in Fig. 15 haben etwa den höchsten Grad ihrer horizontalen Streckung nach aussen erreicht. Sie gliederten aber die innere Bildungsgewebsfalte in die inneren Hälften der Zahnträger bei ihrem Uebergange aus der ursprünglichen, horizontalen Richtung nach innen in die perpendiculäre nach unten. Man darf also sehr wohl annehmen, dass die vereinigten Arme in Fig. 15 ursprünglich, bei ihrer Entstehung, getrennt waren, und zwar so lange, bis sie durch jene Drehung die Zahnträger hervorgebracht hatten, wenn man nur in ihrer weiteren Drehung selbst den Anstoss zu finden im Stande ist, welcher ihre Anfangspuncte aus der anfänglichen Lage einander zutrieb. Und das kann man in der That. So lange die Arme innere waren (bis zur Durchschreitung der perpendiculären Richtung), waren sie selbst nur die Resultante zweier entgegengesetzter Stromrichtungen (vergl. die Holzschnitte sub *D*), nämlich des Stromes aus dem alten Wassergefässringe und dessen aus einer jungen Poli'schen Blase, oder der beiden Ströme aus beiden Blasen. Sobald der Arm (bezw. sein Wassergefässstamm) die lothrechte Richtung überschritt, verfiel er allein (oder fast allein) der Wirkung des Stromes aus dem alten Gefässringe, welche vorher die Knickung des Bogens und die Ausstülpung der Poli'schen Blasen erzeugte. Je mehr diese Wirkung den Arm in die äussere horizontale Lage aufrichtet, um so mehr verstärkt sie sich. Nun aber tritt dasselbe ein, was die Ursache wurde zur Ausstülpung der ersten Poli'schen Blasen. In Holzschn. *I* suchten die Stösse aus dem Ringe den Bogen je in ihre Richtung hineinzuziehen, dadurch knickten und spannten sie ihn. In Holzschn. *II* war nach der Knickung ein Theil des Stosses (z. B. *ae*) bestrebt, seinen Knickungs- oder Ablenkungspunct (*e*) in seiner eigenen Richtung vor sich her zu

Digitized by Google

schieben (beide Ströme hatten die gemeinsame Tendenz, die Strecke *e f* vor sich herzuschieben und dadurch zu verkleinern); diese Stromcomponente führte zur Ausstülpung der Poli'schen Blase. In ganz ähnlicher Weise wird der Strom, wenn er in den nach aussen umgewandten, jungen, seitlichen Arm eindringt, nicht nur bestrebt sein, ihn zu verlängern, sondern auch seinen Anfangspunct am Gefässbogen in seiner (der Strom-) Richtung weiterzuschieben. Für gewöhnlich wird diese Wirkung verhindert durch mir unbekannte Ursachen, welche ich nicht weiter untersuchen mag; aber die Zufälligkeiten bei der Körpertheilung gestatten sehr wohl die Hypothese, dass die letzte Stromcomponente einmal zur Wirkung gelangen könne. Sie muss, wenn sie eintritt, den Ursprung des seitlichen Armes am Gefässbogen vorrücken lassen bis zur Vereinigung mit dem mittleren, wie in Fig. 15 (natürlich mit Unterdrückung der zwischenliegenden Poli'schen Blase, welche in dem seitlichen Arm, wie man leicht einsieht, mit aufgenommen werden musste); und die Verschiebung kann erst eintreten, nachdem die Drehung des Armes von innen nach aussen bereits die Ursache geworden zur Anlage des Zahnträgers. Die weiteren Unregelmässigkeiten in Fig. 15 am Vereinigungspuncte beider Arme, Abwesenheit des dem Nachbararme zugekehrten ersten Tentakels u. a. m., erklären sich selbst.

## G. Histogenetisches.

1. Epithelien. Sämmtliche fortlaufende Körperhöhlen, auch die, an welchen es beim ausgebildeten Thiere nicht mehr nachweisbar war, haben in den früheren Stufen der Regeneration ihr wohlentwickeltes Epithel, nämlich Magen, Leibeshöhle, Wassergefässe und Blutbahnen. Dagegen kommt ein eigentliches Hautepithel nicht zur Entwickelung. Der ganze brachiale Cylinder von Bildungsgewebe um Wassergefässe und Nerven, zusammt der Rückenhaut, besteht aus einem continuirlichen Stroma, wie ich es seiner Zeit aus der Gerinnung des ausgetretenen Wassergefässinhaltes hergeleitet habe. Die Kerne in ihm, oder die undeutlich abgegliederten Zellen nehmen nur an wenigen Stellen der Oberfläche einen regelmässigen Habitus an, welcher ein einschichtiges, cubisches Epithel vorspiegelt, zumal an der inneren Mundauskleidung (Fig. 15). Man hat indess sicher kein Recht, von einer eigentlichen Epidermis zu sprechen. — Beim Magenepithel bin ich nicht völlig klar über seine Abstammung. Entweder geht es hervor aus einer Vermehrung der Epithelzellen der alten Magenhälfte am Schnittrande, oder, was mir wahrscheinlicher ist, aus indifferentem Bildungsgewebe. Sei dem, wie ihm wolle, das junge Magenepithel bildet in den ersten Stadien (z. B. Fig. 14 *F. Vn* +) eine Membran mehrschichtig untereinander

Digitized by Google

gewürfelter Zellen, welche denen des Bildungsgewebes gleichen. Bei der fortschreitenden Magenerweiterung wird dieses sich mehrende Material geordnet, bis es schliesslich ein annähernd einschichtiges Epithel darstellt aus ungefähr cubischen Zellen (Fig. 19 *A. B. Vn* +). Durch gegenseitige Raumbeengung und Anpassung bei weiterem Wachsthume werden die Zellen verlängert zur cylindrischen Gestalt der gleichnamigen in der alten Hälfte. — Das junge Wassergefässsystem ist durchweg von einem schönen, einschichtigen, cubischen Epithel ausgekleidet (Fig. 14 *Vs. P* +, 19 *V. an.* +, *V. br.*), welches durch Verlängerung oder Ausweitung der Räume zum flachen Plattenepithel ausgezogen wird. — Aehnlich ist es mit den Blutbahnen. Im Schliessungsbogen bin ich am wenigsten über den Zellenbeleg zur Klarheit gekommen. Im brachialen Stamme dagegen fand ich ein cubisches, ja cylindrisches, einschichtiges Epithel (Fig. 19 *A. B. Sg. br*). Es wird nachher so verflacht, dass es im fertigen Thiere kaum wiederzuerkennen. — Die Leibeshöhle hat ebenso an ihrer oberen Decke ein anfangs grossentheils cylindrisches (dieselbe Figur), nachher plattgedrücktes Epithel (Fig. 11). An den Seiten und am Boden der Arme, so wie in der Scheibe wird es bald sehr alterirt und unkenntlich.

2. Untergeordnete gewebliche Veränderungen im indifferenten Bildungsgewebe. Ich verstehe darunter alle histogenetischen Veränderungen mit Ausnahme der Bildung der Muskeln und des fibrillären Bindegewebes. Das indifferente Bildungsgewebe, das Umwandlungsproduct des geronnenen Wassergefässinhalts, bildet das mannigfach verzweigte Gerüst, in dessen Hohlräumen alle übrigen Organe liegen. Das ganze Gerüst ist eine durch und durch continuirliche, gleichförmige Masse; und in seiner morphologischen Anlage ist nicht der geringste Anhalt gegeben zu einer Unterscheidung etwa zwischen Haut, innerem Skelet, resp. Wirbeln, oder sonstigen Theilen. Der starke Kalkgehalt der Parenchymflüssigkeit, welcher allen Echinodermen gemeinsam ist, bringt als Niederschlag das Skelet hervor, die bekannten, anfangs zarten, bald sich gabelnden und verschmelzenden Bälkchen. Sie würden gleichmässig das ganze durchziehen, wenn nicht andere Kräfte, namentlich Muskelwirkung, Einknickungen und Gelenke hervorriefen (auch die verstärkte Kalkbildung an diesen soll bei Gelegenheit der Gelenkbildung besprochen werden; s. u.). Die Entstehungsgeschichte des nachherigen Skeletgewebes erklärt mancherlei Unregelmässigkeiten in ihm. Reste der Umbildungsstadien aus den Gerinnungsmassen erscheinen als Schleimklumpen; Inseln fast unveränderter Blutkörperchen erhalten sich besonders gegen die Armbasis hin. Vielleicht durch Lichteinwirkung werden Pigmente erzeugt, welche anfangs

Digitized by Google

durch sehr zerstreute, gelb- oder schwarzbraune Kügelchen repräsentirt werden und sich allmälig häufen. Die Ursache der specifischen Zeichnung der Arme und der Scheibe habe ich nicht erkannt.

3. Homogene Häute. Ueber die Entstehung der homogenen Gefässmembranen und der äusseren Cuticula ist kaum ein Wort zu verlieren. Excretion, resp. Auspressung von Parenchymflüssigkeit, deren Gerinnung und Verschmelzung bildet sie. Man kann auch die andere öfters discutirte Möglichkeit annehmen, dass der Basal-, bezw. Aussenrand der Zellen selbst erhärtet und die erhärteten Partien verschmelzen. Die letztere Alternative scheint mir weniger für sich zu haben, da meistens keine gesonderten Zellenleiber vorliegen, an welche der Vorgang anknüpfen könnte.

4. Fibrilläres Bindegewebe. Ich verweise auf die in Cap. II des ersten Theiles geschilderte Gier dieser Gewebsform, Carmin zu imbibiren. Dem entsprechend sieht man an den Stellen, wo nachher solches Gewebe auftritt, zuerst blos eine stärkere Röthung des indifferenten Bildungsgewebes, dann die Gewebsfasern, erst zart, ausserordentlich fein und undeutlich, später kräftiger, derber, rissiger. Noch deutlicher so: da wo bereits zarte Bindegewebsfasern in feinem Gewirre als Knäuel sichtbar sind, ist des Knäuels Rand verwaschen und verliert sich allmälig durch schwächerwerdende Färbung in die Umgebung. (Die Kerne des Bildungsgewebes in der comprimirten Masse werden zu Bindegewebskörperchen.) Diese Bildung lässt sich wohl unschwer folgendermassen erklären: Mechanische Zusammendrückung presst aus dem Bildungsgewebe Parenchymflüssigkeit heraus, wie das Wasser aus dem Schwamm. Das dadurch verdichtete Plasma documentirt sich als solches durch erhöhte, lebhaftere Färbung. Da auf das immer stärker gequetschte Gewebe keine weiteren Kräfte einwirken; so verliert es mehr und mehr seine in der Durchtränkung begründete Lebensenergie und zerfällt in die physiologisch stumpfste Gewebsform, das fibrilläre Bindegewebe. Die Correctheit dieser Erklärung ergiebt sich, glaube ich, aus jedem einzelnen Falle, den man genauer prüft. Die Knickung und Zergliederung des ganzen Armes in seinen Gelenken, welche darauf beruht, verspare ich mir. Ich mache nur darauf aufmerksam, dass bei dem Herausquetschen der kalkhaltigen Parenchymflüssigkeit die Umgebung reicher daran werden muss; daher die Menge und Massigkeit des niedergeschlagenen Kalkes in den Gelenkflächen neben dem fibrillären Bindegewebe. An jeder Stelle ferner, welche durch Druck zum Schwunde gebracht wird, wird vorher das indifferente Bildungsgewebe in fibrilläres Bindegewebe übergeführt; z. B. bestehen die Scheidewände, welche die unteren Hälften der Ganglien trennen (Fig. 19 *A. B. Ds*), und welche

Digitized by Google

nachher bei der Streckung und Verflachung der Ganglienkette sehr reducirt werden, ursprünglich lediglich aus fibrillärem Bindegewebe oder doch aus stärker geröthetem Bildungsgewebe [1]). Ebenso verhalten sich die Stellen, welche anfangs in der Falte am Munde, die nachher zu den Zahnträgern sich gliedert, die letzteren verbinden; hier ist es besonders deutlich, wie durch das Hereinwachsen der Armanlagen und den Gegendruck der alten Zähne die Quetschung entsteht. Jede Stelle, wo nachher ein Tentakel durchbricht, ist vorher stärker carminisirt oder schon fibrillär zerfallen und degenerirt. Das gilt nicht nur von den seitlichen Tentakeln, sondern gerad' so vom endständigen [2]).

5. Nerven. Ueber die Kräfte, welche die histologische Differenzirung des Nervenbandes hervorrufen, kann ich am wenigsten sicheres aussagen, der ganzen Verschlossenheit dieser Gewebsform gemäss. Beim Nervenschliessungsbogen deutete ich schon an, dass es eine Spannung in den Nervenströmen des alten, offenen Ringes sein möge, welche, durch die Theilung hervorgebracht, wie an den Polen einer offenen galvanischen Kette, auf dem möglichst kurzen Wege sich vereinigen und auszugleichen sucht. Eine ähnliche Ursache würde die gewebliche Ausbildung in den brachialen Stämmen setzen. — Man könnte vielleicht, um sich's anderweitig klar zu machen, an den Willen, oder an die unwillkürliche reflectorische Tendenz der alten Körperhälfte denken, der fortwährend wachsenden, an und für sich für das Leben unbrauchbaren und todten jungen Hälfte als eines heterogenen Appendix Herr zu werden und sie für den Kreis der eigenen Lebensthätigkeiten zu gewinnen. Diese Tendenz müsste vor allem an das Nervensystem anknüpfen, nicht nur nach seiner beherrschenden Stellung selbst, sondern auch wegen der Continuität aller seiner Theile, welche eine derartige Bestrebung unterstützt. Jedenfalls ist es auffällig, dass das Nervenband, sowie es

1) Vergl. den Nachtrag zu Th. I, p. 540.

2) So lange neues Bildungsgewebe (durch Zellvermehrung) erzeugt wird, wird der Druck vor der bohrenden Wassergefässspitze immer wieder ausgeglichen werden; hört die Vermehrung auf, so wird er zur Umwandlung in fibrilläres Bindegewebe führen. Dieses kann nicht weiter vorgeschoben, sondern nur, wie es endlich auch geschieht, durchbrochen werden. Stände der Armspitze ein äusserer Widerstand, von einem fremden Körper ausgehend, während der Regeneration entgegen, so müsste die Haube schon da comprimirt und in fibrilläres Bindegewebe verwandelt werden. Wäre dieses massig genug, um das Vordringen des brachialen Wassergefässstammes zu hindern (ohne durchbrochen zu werden), und erlaubten dabei die Bedingungen im Organismus ein Fortbestehen und eine Ablenkung in der Formbildung (widrigenfalls er zu Grunde gehen müsste), so könnte vielleicht jeder Tentakel des nächsten Paares die Rolle einer Gefässstammspitze übernehmen. Ich erwähne diesen Fall deshalb, weil er möglicherweise in der Wirklichkeit vorkommt bei der Gabelung von Seesternarmen, welche Lütken beschrieben hat (V).



Digitized by Google

entsteht, sogleich in die gewebliche Grundlage der alten Nerven sich zerlegt, während die übrigen Anlagen noch kaum Spuren eines solchen Ueberganges zeigen. Die Nervenkappe, welche aus dem umgebenden Bildungsgewebe, in das sie seitlich und oben übergeht, fortwährend neues Material hineinzieht, formt dieses so um (Fig. 14), dass es augenblicklich den eigenartigen, matten Glanz des Nervengewebes bekommt. Dabei wird das Protoplasma, wie es scheint, dichter, die Kerne gedrängter. An der Stelle der nachherigen Fasermasse werden die Kerne immer blasser und blasser, so, dass der blasse Complex in den dunkleren Rand des Bandes allmälig sich verliert. Die Kerne schwinden immer mehr, und eine innere Fasermasse hat sich einem äusseren Zellenbeleg contraponirt. Die drei Commissuren werden früh sichtbar, schon während der geweblichen Umwandlung (Fig. 15 *A* $n_2$ + und $n_3$ +).

6. Skeletmuskeln. Ihre Bildung schliesst sich, im Gegensatz zu den Tentakelmuskeln, den über dieses Gewebe bekannten histogenetischen Vorgängen an. Man sieht Zellen und Kerne sich strecken, die Kerne werden nach aussen gestreckt oder degeneriren. Es können sich mehrere Zellen an einanderlegen und gemeinsam durch Verschmelzung einen Strang bilden, wie mir's bei den Zwischenwirbelmuskeln vorzuherrschen schien; sie können einzeln ausgezogen werden, was ich mehr beim Lippenmuskel zu beobachten glaubte. Der verschiedenen Anzahl der gedehnten Zellen entspricht die im einzelnen Muskel wechselnde Stärke der schliesslichen Fasern.

7. Tentakeln. Junge Tentakeln bestehen, wie ich's oben schilderte, aus einem einschichtigen äusseren und einem ebensolchen inneren Epithel; beide sind durch eine feine, protoplasmatische, homogene Haut getrennt (Fig. 15 *A* und *B*). Bei der Verlängerung der Tentakeln, wobei die Epithelien wachsen, drängt sich das äussere von den Seitenwänden des Cylinders gegen die Tentakelspitze zusammen, daher es hier am dicksten, mit allmäliger Dickenabnahme gegen die Tentakelwurzel; und je stärker die Zusammendrängung, um so mehr presst sie die Zellen seitlich zusammen zu Cylinderzellen. Das innere Epithel wird an der a priori verlangten Theilnahme an der Umwandlung des äusseren (nach den gleichen Wachsthumsbedingungen) verhindert durch den Druck des Tentakelinhaltes, welcher die Zellen abplattet. Dass die Ausstülpung des Wassergefässstammes, welche den Tentakel liefert, getheilt wird in zwei Abschnitte, das Tentakelgefäss und den Tentakel, bedarf kaum der Erwähnung. Ersteres reicht so weit, als die Ausstülpung nachher im Knochen verläuft; mit diesem verschmilzt das äussere Epithel, und die protoplasmatische Haut wird zum Periost. Anders am freien Theile, der eigentlichen Tentakelanlage. Sobald hier der Durchbruch in's Seewasser

Digitized by Google

erfolgt ist, muss der Druck im inneren (da der Widerstand aufgehoben ist) eine gewaltige Expansion des Tentakels erzeugen. In dieser Ausdehnung erblicke ich den Reiz für die sofortige Contraction der Tentakelwand. Dem Reize entsprechend bilden sich in der Wand ebenso rapid durch die ganze Länge Muskelfasern aus, und zwar aus der homogenen plasmatischen Membran, welche die Epithelien trennt. Das Fehlen von Kernen auch auf diesen frühen Stadien der Ausbildung, die gleich von Anfang an vollständige Länge durch die ganze Tentakelwand, so wie das plötzliche Auftreten der Muskeln erlaubt nach meinem Urtheile gar keine andere Erklärung. Der Vorgang zeigt, wie zur histologischen Differenzirung zwar ein lebensfähiges Protoplasma, sowie ein Reiz zur physiologischen Function und dadurch bedingte stoffliche Veränderung nöthig, wie aber die Zelle, an welche als selbständiges Individuum die Thätigkeit nach vielfach verbreiteter Ansicht geknüpft sein soll, durchaus nebensächlich und überflüssig ist[1]).

Inwieweit die verschiedenen histogenetischen Vorgänge sich gegenseitig bedingen und beeinflussen, dürfte am ehesten aus dem Verhältnisse der Muskelbildung und Skeletgliederung erhellen; ja ich zweifle nicht, dass man bei den Armen zunächst die letztere zum grossen Theil der ersteren als erzeugender Ursache zu übertragen hat, wie die folgende Anschauungsweise erläutern mag. Die Zwischenwirbelmuskeln sollten einmal fertig ausgebildet sein, ohne bis dahin irgendwie fungirt zu haben (was in Wirklichkeit unmöglich ist); es sollte also ein völlig ungegliederter Arm, wie er von den formbildenden Kräften angestrebt wurde, vorliegen. Jetzt sollten plötzlich alle Muskeln ihre Thätigkeit in der Folge, welche sie etwa im Leben innehalten, beginnen. Zuerst mögen die Muskeln einer Seite sich contrahiren, d. h. verkürzen. Die nothwendige Folge ist eine Verkürzung der gleichnamigen Hautseite, welche an der Wirbelsäule, der Unterlage der Muskeln, überall festhängt. Bestände diese Haut aus einem elastischen Material, so würde die Verkürzung ohne weitere Veränderung geschehen können. In Wahrheit ist sie durch den eingelagerten Kalk ziemlich starr; das bedingt bei der Verkürzung und Verbiegung mancherlei Knickung. Die Knickung muss da erfolgen, wo der geringste Widerstand entgegensteht, d. h. unter sonst gleichen Umständen an den dünnsten Stellen; diese liegen zwischen je zwei verticalen Stachelreihen. Die Knickung bringt daher nichts anderes hervor, als die Abgliederung der seitlichen Haut in die Lateralplatten des Armes. An den geknickten Stellen aber wird durch Druck

1) S. die gleiche Anschauung über Muskelbildung, welche ich in meinem Aufsatze »zur Kenntniss des Bewegungsapparates der Infusionsthiere« (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII) vertreten zu müssen glaubte.



Digitized by Google

die Parenchymflüssigkeit ausgequetscht, es folgt daraus weiter Umwandlung in fibrilläres Bindegewebe, ein reicher Kalkniederschlag in der Umgebung, kurz ein Gelenk.

Die Thätigkeit der Muskelgruppe der anderen Seite gliedert diese, die der oberen Partien beider Seiten erzeugt die Rücken-, die der unteren die Bauchplatten. Ich überlasse es dem Leser, die sehr einfachen synostotischen Linien aus der morphologischen Anlage heraus selbst zu construiren.

Das Verständniss der Wirbelabgliederung bedarf einer weiteren Ueberlegung, insofern als die relative Lage der Zwischenwirbelmuskeln in der regeneratorischen Entwickelung sich ändert. Man beachte zuerst Fig. 11! Wenn hier Reize die Wirbelsäule veranlassten, sich oben zu contrahiren und zu verkürzen, dann würde die Contraction und die histologische Umwandlung in Muskelfasern das Bildungsgewebe da am energischsten ergreifen, wo die derbsten Massen als Umwandlungsmaterial sich bieten, nämlich zwischen je zwei auf einanderfolgenden Tentakelpaaren. An dieser Stelle erfolgt in Wirklichkeit die Muskelanlage, welche sich allmälig aus dem übrigen Gewebe sondert (wie solche sich umgrenzende Ballen in Fig. 15 *C* zu sehen). Nachher werden aber durch die morphologischen Veränderungen die Muskelanlagen selbst mit aus ihrer Stelle gerückt, wenn das obere vordere Wirbelende durch Verwachsung mit der Rückenhaut nach der adoralen Seite sich verschiebt. Wäre die Entwickelung der Muskeln schon vorher so weit gediehen, dass sie durch volle Thätigkeit auch eine volle Gliederung der Säule gesetzt hätten, so wäre der ganzen Verschiebung der getrennten, fertigen Knochen daraus ein Widerstand erwachsen. Der Natur der Sache nach geht jedoch die Muskelthätigkeit allmälig vor sich, und so auch die Gliederung; das Endresultat der Muskelaction, die schliessliche Gliederung kann daher nach der definitiven Lage der Muskeln untersucht werden. Wie die Muskeln zuletzt gelagert sind, kann die Abtheilung der Wirbelsäule in Wirbel nur unterhalb der einzelnen Muskeln geschehen (denn ein Muskel an e i n e m festen Knochen ist ein Unding); das ist aber zugleich die dünnste Stelle der Wirbelsäule (wie es wiederum umgekehrt an dieser von Verwachsungen freiesten Stelle allein dem Gewebe erlaubt ist, in Verkürzung und Verlängerung sich zu bewegen, d. h. zu Muskeln sich umzubilden). Auf diese Weise kommt die schliessliche Gliederung der Wirbelsäule so zu Stande, dass je ein Gelenk in der Mitte zwischen zwei Tentakelansätzen sich befindet.

Dass auch in der Scheibe die Knochengliederung zur Muskelaction in demselben Verhältnisse steht wie bei den Armen, lässt sich im ganzen leicht verfolgen. Die Abgliederung der Zähne habe ich nicht untersucht (wahrscheinlich beruht sie auf einer Fältelung der zusammengeschobenen

Digitized by Google

Haut bei der Aufrichtung des Zahnträgers durch die Armknickung. Das würde auch die von oben nach unten continuirlich abnehmende Zahnlänge erklären).

Man könnte sich vielleicht die Muskel- und Gelenkbildung, also die Abgliederung des Armes noch auf eine andere Weise verdeutlichen. Es soll wieder der morphologisch fertige Arm aus indifferentem Bildungsgewebe vorliegen. Die abgliedernde Kraft aber soll nicht von den Muskeln ausgehen, sondern von aussen herantreten. Wir wollen den Arm (vergrössert und handlich gedacht) an seiner Spitze anfassen und seitlich umbiegen. Die Folge wird sein: Knickung und Lateralplattenbildung auf der verkürzten, Muskelbildung auf der gedehnten Seite (wie denn vielleicht Zug und Dehnung einen Hauptreiz für die Contraction, bezw. Muskelerzeugung, abgeben). Beugung des Armes nach der andern Seite, sodann nach oben und unten, würde die typische Gelenk- und Muskelbildung vollenden. In diesem Falle wäre die Armgliederung rein durch äussere Kräfte bedingt, eine echte Accomodation an die Aussenwelt in dem gewöhnlichen Sinne des Wortes »Anpassung«. Es leuchtet sofort ein, dass eine solche Anpassung um so weniger zulässig ist, je früher in der Entwickelung sie gesetzt wird, weil ein ganz junger Arm bei völliger Abgliederung und dadurch bedingter Untauglichkeit für die Erzeugung genügenden Bildungsgewebes der morphologischen Weiterentwickelung widerstreben müsste. Je mehr aber eine solche äussere Anpassung bei der Armbildung zu beschränken und auszuschliessen ist, um so eher wird man sie zugeben können bei den Appendices des Armes, welche, am wenigsten typisch, ganz an die Grenze der morphologischen Entwickelung fallen, ich meine bei der Gelenkung der Stacheln und der Entstehung ihrer Muskeln. Nicht nur die sehr ungleiche Ausbildung der Gelenke beim erwachsenen Thiere deutet auf den geringen typischen Werth hin, sondern wenn ich richtig beobachtet habe, dass die Stacheln gebrochen, gelenkig und beweglich sein können ohne eine Ausbildung von Stachelmuskeln (wie denn auch hier das Gelenk vor den Muskeln zu entstehen scheint, Fig. 18), so bleibt vielleicht gar keine andere Möglichkeit, als dass das Gelenk durch äussere Kräfte, durch mechanisches Anpressen des Stachels an den Arm, oder durch Abspreizung von demselben, wie es bei den Kriechbewegungen die Berührung mit fremden Gegenständen leicht und oft mit sich bringen wird, also durch echte Anpassung hergestellt wird.

Schliesslich gedenke ich noch des ersten Zwischenwirbelmuskels und der Mundeckstücke. Während lange das junge Armwassergefäss noch annähernd horizontal nach aussen gestreckt ist, entsteht ganz nach der Regel an der oberen Fläche der ungegliederten Wirbelsäule der

Digitized by Google

erste Muskel zwischen dem ersten und zweiten Tentakelpaare (ein solcher Muskel fehlt beim erwachsenen Thiere). Wenn der brachiale Wassergefässstamm hinter dem zweiten Tentakelpaare seine Knickung erfährt, so schiebt sich das in der Oeffnung des rechten Winkels gelegene Bildungsgewebe der Wirbelsäule nach oben zu einem dichteren Ballen zusammen, so dass ihr oberer Contour die rechtwinklige Knickung nicht mitmacht, sondern ziemlich glatt verstreicht. Dieses zusammengeschobenen Gewebeballens bemächtigt sich nun der eben in der Anlage begriffene erste Zwischenwirbelmuskel, indem er an seinem aboralen Ende sich verlängert so lange, bis er zum zweiten Tentakelursprunge dasselbe Lageverhältniss einnimmt, welches eigentlich, wenn der Arm gestreckt bliebe, dem zweiten Muskel zukäme. So geschieht es, dass der erste Zwischenwirbelmuskel in der That dem wahren ersten entspricht, der zweite aber nicht dem wahren zweiten, sondern dem dritten; der zweite wird unterdrückt. — Die Verschiebung des aboralen Endpunctes des ersten Zwischenwirbelmuskels über den zweiten Tentakelursprung hinweg lässt ferner die Knickung des vorderen Armstückes im ersten und zweiten Wirbel nicht eintreten. Deren Material erhält statt dessen eine Längstheilung infolge der Wirkung des oberen und unteren Musc. radialis. So kommen die Mundeckstücke zu Stande (für eine Abtrennung des eigentlichen Wirbeltheiles dieser Knochen von den Zahnträgern liegt weder eine Muskelanlage noch eine sonstige Ursache vor). Bei Ophiuren mit nur einem Paare Mundtentakeln ist vermuthlich die Knickung des Armwassergefässes um eine Wirbellänge nach dem Munde zu verschoben; dann entsteht nur ein Musculus radialis, der superior der Ophiactis[1]); der erste Zwischenwirbelmuskel hat keinen Grund, sich wesentlich zu verlängern, auch der zweite wird daher auftreten, welcher sich dann zwischen dem ersten und dem zweiten der Ophiactis einschiebt; jeder Zwischenwirbelmuskel der Ophiactis ist daher (mit Ausnahme des ersten) nicht dem ebensovielten, sondern dem nächstfolgenden jener Ophiuren mit nur einem Mundtentakelpaare homolog. Freilich stelle ich diese Behauptung auf ohne eigne Kenntniss solcher Ophiuren, weder in anatomischer, noch in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht; aus der Bildung der Ophiactis erwächst mir jedoch, denke ich, ein Recht zu der Vermuthung.

1) Dass die Ophiuren mit e i n e m Paare Mundtentakeln e i n e n Ambulacralfurchenverengerer besitzen, wird bestätigt durch LANGE (IV, p. 275): »Die dem Munde am nächsten liegenden Ambulacralplatten des Armes im Discus sind paarig und nicht zu einem soliden Wirbel verschmolzen, sondern articuliren mit einander durch ein gezahntes Gelenk wie bei den Asterien. Wie bei den Asterien spannt sich hier zwischen Wassergefäss und Band ein Quermuskel von einer Wirbelhälfte zur andern.«

Digitized by Google

## H. Wiederholung der Theilung. Entstehung von Madreporenplatte, Steincanal und Herz.

Lütken schloss aus der schwankenden Körpergrösse heteractinischer Ophiuren, dass sich da die Theilung wiederholte (V, p. 6—11). Dieser Art der Beweisführung glaube ich nicht beistimmen zu dürfen aus folgenden Gründen: Bei Asteracanthion rubens waren alle meine zehn Exemplare von einem Gesammtdurchmesser unter 2 Cm. regelmässig fünfarmig, doch wohl eine Hindeutung darauf, dass sie als solche zur Welt kommen. Nach deren Analogie wird man vermuthen, dass auch die Ophiactis fünfarmig entsteht. Da sich aber regelmässig fünfarmige Individuen dieser Species von allen Körpergrössen finden, so folgt daraus, dass die Ophiactis, wie sie bis zu späterem Lebensalter in der jugendlichen Form sich erhalten kann, so auch erst in dieser späteren Zeit sich zu theilen vermöge; daher man also recht wohl grosse heteractinische Exemplare als aus einer einzigen Theilung hervorgegangen betrachten mag. Der Einwurf, als könnten grosse fünfarmige Thiere bei der schwankenden Zahl der jungen Armknospen schon eine Theilung durchgemacht haben, wird, meine ich, widerlegt durch das Gesetz, wonach alle heteractinischen Exemplare sechsarmig waren (entweder 3 + 3, oder 2 + 4), die fünfarmigen aber stets regelmässig ohne Heteractinie. Wenn nun durch diese Argumente Lütken's Schluss in Betreff der wiederholten Theilung hinfällig wird, so glaube ich eine solche bewiesen zu finden durch das Verhalten des Steincanals und der Rückenhaut nach der Theilung[1]. Beide Organe sollen jetzt nach einander besprochen werden.

1) Madreporenplatte, Steincanal und Herz. Ueber die Steincanäle im besonderen habe ich an getheilten Thieren folgende verschiedene Beobachtungen gemacht:

a. Die Bildung des Steincanals und Herzens zeigt Fig. 15 *C*. Man sieht in der jungen Körperhälfte zwei Zellstränge (*Vs. P+* und *C+*), welche als Anlagen der beiden Organe vom Gefässbogen zur Haut ziehen (der des Herzens wurde durch den nächsten Schnitt bis zum Bogen ergänzt). Beide Stränge sind noch solid, an wenig älteren

1) Die Wiederholung der Theilung bei Seesternen ist leicht zu erweisen aus der Verschiedenheit der Arme mancher Thiere. So habe ich in Cap. I z. B. einen Asteracanthion erwähnt, welcher 4 junge und 3 alte Arme besass. Von den letzteren aber waren zwei viel grösser als der dritte, und bei der Regelmässigkeit junger noch ungetheilter Thiere dieses Genus lässt die Ungleichheit der 3 alten Arme auf eine frühere Theilung schliessen (es ist dasselbe Verfahren, welches aus der Heteractinie überhaupt vorhergegangene Theilung folgert, angewandt auf die eine Köperhälfte). Bei der Ophiactis wächst jedenfalls eine Körperhälfte erst wieder zu vollständiger Regelmässigkeit heran, ehe sie sich von neuem theilt.

Digitized by Google

Stadien sind sie durchbohrt und haben das Aussehen der alten, daher die Entwickelung schwer zu verfolgen. Die Anlagen sind in der jungen Hälfte medial und links, der alte Steincanal (es ist nur einer vorhanden) liegt medial und rechts[1]).

b. Vier Körperhälften hatten je einen Steincanal.

c. Eine Körperhälfte hatte einen medialen und einen lateralen Steincanal auf verschiedenen,

d. eine andere zwei ebensolche auf derselben Seite von der Mittellinie.

e. Zwei halbe (durch Theilung entstandene Thiere) hatten je drei Steincanäle (natürlich zwei mediale und einen lateralen).

f. Endlich fanden sich mehrfach alte Körperhälften ohne Steincanal.

Für die Aufgabe des Steincanales halte ich den Ausgleich der Druckschwankungen bei Bewegungen im (sonst geschlossenen) Wassergefässsystem. (Die Mischung des Inhaltes mit Seewasser kann nicht die Hauptsache sein, wegen der Lage der Madreporenplatte bei den Holothurien.) Und da gilt dieselbe Regel, welche ich sub B bei der Untersuchung der Ströme im Wassergefässringe aufstellte: jede Contraction einer Poli-schen Blase, eines Tentakels, eines Armsphincters, ja jede Arm- und Körperbewegung muss die Flüssigkeitssäule im Steincanal verändern, indem sie einen Strom entweder aus dem umgebenden Wasser hereinbezieht oder in dieses ausstösst. Die rings gleichförmige Vertheilung der Organe verstattet es, bei der Discussion über die Wirkung dieser Ströme alle Einzelcomponenten zu vernachlässigen und ihre Resultante allein in den Wassergefässring zu verlegen. Jeder Ausfluss nun aus dem Steincanale erzeugt im Ringe eine doppelte Welle: Die zu entziehende Flüssigkeit strömt von beiden Seiten gleichmässig in den Steincanal ein; dadurch entstände jederseits von seinem Ansatzpuncte im Ringe ein leerer Raum, wenn er nicht sofort ausgeglichen würde durch eine gleiche von den Nachbarstellen des Ringes nachströmende Flüssigkeitsmenge. So schreitet der Punct des leeren Raumes, bezw. der des verringerten Inhaltes, jederseits vom Steincanalansatze aus fort, bis sich beide Wellen treffen an der dem Steincanal diametral entgegengesetzten Seite des Ringes. Hier aber muss die Abnahme des Inhaltes das doppelte betragen von der an jedem anderen Puncte. Diese Stelle des Ringes, welche ich den Gegenpunct des Steincanales nennen will, muss sich plötzlich

1) Zur leichteren Orientirung theile ich eine in der Regeneration begriffene Ophiactis durch eine Mittellinie, welche durch den mittleren alten und mittleren jungen Arm geht, in eine rechte und eine linke Seite; die vier Interbrachialfelder, welche an dieser Linie liegen, bezeichne ich als mediale, die beiden übrigen als laterale.



doppelt so stark zusammenziehen, als die übrigen Theile des Ringes; und wenn die stärkere Contraction nicht durch eine entsprechend verstärkte Wandmuskulatur regulirt wird, so muss der äussere Druck, entweder aus der Leibeshöhle, oder falls die fragliche Stelle des Ringes fest der Haut anliegt, vom äusseren Seewasser her, ein Zusammenklappen der Wandungen als Folge jeden Ausflusses aus dem Steincanale veranlassen. Die junge Ophiactis wird als eine normale Ophiure mit einem Steincanale zu betrachten sein[1]. In dieser fällt der Gegenpunct des Steincanales zusammen mit dem Ansatze eines brachialen Wassergefässstammes. Die Compression des Gegenpunctes durch jeden Ausfluss aus dem Steincanal wird hier verhindert, denn das am Inhalte fehlende kann jedesmal leicht aus dem Arme ergänzt werden, ohne weitere Wirkung auf diesen, welcher einen so geringen Flüssigkeitsverlust leicht durch Vertheilung auf seine verschiedenen Wassergefässräume unmerklich macht. Anders liegt die Sache nach der Theilung. Der alte Steincanal soll da beispielsweise ein medialer sein. Wird dann der Wassergefässring durch den jungen Wassergefässbogen geschlossen, dann findet der Steincanal seinen Gegenpunct in letzterem, jedesmal als den diametral entgegengesetzten Punct des Ringes, in unserem Falle in der medialen jungen Poli'schen Blase der anderen Seite. So lange der Bogen noch flach ist, braucht er jedoch nicht gerade, wie beim erwachsenen sechsarmigen Thiere, auf die Poli'sche Blase zu fallen, weil die junge Hälfte nach der Verschiedenheit der alten Ringtheile, welche über die beiden seitlichen Arme hinausragen, zur alten in ihrer Anlage nicht immer gleich durchaus symmetrisch ist, sondern die Symmetrie erst allmälig durch Herstellung des Gleichgewichts im Wassergefässsystem bewirkt wird. Bei dem Uebergange der anfangs asymmetrischen Stellung der jungen Hälfte in die zur alten streng symmetrische wird der Gegenpunct am Bogen sich verschieben, und diese Wanderung wird um so grösser sein, je grösser die anfängliche Asymmetrie. Ich setze als ersten Fall die Gleichheit der beiden Ringenden ausserhalb der seitlichen Arme, also völlige Symmetrie der jungen Hälfte zur alten. In diesem bleibt der Gegenpunct constant in der diametral gegenüberliegenden medialen jungen Poli'schen Blase. Wenn diese Blase von Anfang an ununterbrochen spielte, sich erweiternd und contrahirend, so würde sie die Flüssigkeitsmenge, welche bei jedem Ausflusse aus dem Steincanale am Gegenpuncte dem Ringe entzogen wird, aus ihrem Inhalte ersetzen können. In der rege-

1) Die Entstehungsursache des ursprünglichen Steincanales ist mir völlig fremd; sie wird eine ähnliche sein (möglicherweise Druck vom Innern des Wassergefässes aus) wie die, welche die unter F erwähnten Körperhälften mit Madreporenplatten versorgt.

Digitized by Google

neratorischen Entwickelung sind, wie ich zu zeigen suchte, die jungen Poli'schen Blasen anfangs thätig, dann werden sie bei der fortschreitenden Armanlage in ihrer Thätigkeit gehemmt und nehmen diese endlich wieder auf. In die Periode, wo die jungen Arme horizontal nach aussen sehen, wo sie zu Ungunsten der Poli'schen Blasen die Hauptmasse des Stromes aus dem alten Gefässring für sich auffangen, fällt die Anlage des Steincanals. In dieser Zeit wird die Wirkung des alten Steincanales auf seinen Gegenpunct, die junge Blase, ein Zusammenklappen der Blase und ihres Ansatzpunctes am Ringe durch äusseren Druck hervorrufen. Blase und Bogen liegen in diesem Stadium noch fest der Rückenhaut an; der Effect des Zusammenklappens ist daher wohl die festere Verbindung der Rückenhaut mit der Blase und ihrem Bogenpuncte, hergestellt dadurch, dass das Seewasser die Haut andrückt. Wenn nachher durch Vergrösserung der jungen Scheibenhälfte die Rückenhaut (resp. ihr Seitentheil) von dem Wassergefässbogen sich entfernt, so wird die Verbindung von Bogen und Haut am Gegenpuncte zu einem soliden Strange ausgezogen. Dieser ist die Anlage des Steincanals. Er wird bald durchbohrt vermittelst des von jedem Ausflusse aus dem alten Steincanale erregten äusseren Druckes (vom Seewasser her) auf den Gegenpunct, bezw. auf den Ansatzpunct der soliden Anlage des jungen Steincanals an der Haut. Ist die Durchbohrung und damit der junge Steincanal fertig, so beginnt er sein eigenes Spiel der Wasserzu- und -abfuhr. Dieses Beispiel der Bildung giebt der oben erwähnte Fall a. Ich nehme ein anderes: der alte Steincanal soll wiederum ein medialer sein, die junge Körperhälfte aber asymmetrisch zur alten. Während sie in die symmetrische Stellung übergeht, muss der Gegenpunct am Gefässbogen (in seiner Relation zu dessen Anhängseln) sich verschieben. Er kann dabei anfangs in den lateralen Interradius der anderen Seite fallen und später erst in den ihm gebührenden medialen. Sind dabei die übrigen Bedingungen erfüllt geblieben (Unterdrückung der Thätigkeit der Poli'schen Blasen und unmittelbare Nachbarschaft von Haut und Gefässbogen), so kann der alte Steincanal nach einander zwei junge erzeugen. Niemals aber wird er, nach diesem Principe, drei hervorzurufen vermögen, nämlich keinen auf seiner eigenen Seite. — Ist das Thier mit drei Steincanälen herangewachsen und theilt es sich von neuem, so bekommt, wenn die Theilungslinie zwischen den benachbarten, jungen Steincanälen hindurchgeht, die eine Körperhälfte zwei Steincanäle, einen lateralen und einen medialen. Hatte das regenerirte Individuum nur zwei Steincanäle, so bekommt jede Hälfte nur einen.

Als einen weiteren Fall supponire ich, der Steincanal nach der ersten Theilung sei in der ihn bergenden Hälfte kein medialer, sondern

Digitized by Google

ein lateraler (ausserhalb der Arme). Sein Gegenpunct wird anfangs, solange der Schliessungsbogen noch kurz, in den alten Gefässring selbst fallen, wo er ohne Wirkung bleibt; nachher kann er in den ersten lateralen Interradius der anderen Seite rücken, und falls die Bedingungen noch genügen, einen jungen Steincanal erzeugen; doch liegt es auf der Hand, dass er es nicht immer thun kann, ja nur in den seltensten Fällen thun wird.

Setzen wir ferner die Wirkung zweier Steincanäle an demselben Thiere, zunächst am erwachsenen. Hier kann jeder einzelne seinen Gegenpunct erzeugen, welcher jedesmal im diametral entgegenstehenden Interradius liegt, sie können aber auch ihre Wirkungen zu einer Resultante vereinigen; die ist ein Gegenpunct in der Mitte des grösseren Ringstückes, das ihre Ansatzpuncte begrenzen. Endlich kann auch noch eine andere Resultante entstehen, ein Punct von den Eigenschaften des Gegenpunctes in der Mitte der kleineren Ringhälfte, dem letzteren gegenüber. Die Wirkungen der Steincanäle scheinen bei alten Ophiuren nicht in Betracht zu kommen (zur Erzeugung neuer), deshalb, weil der Ring mit seinen Appendices an allen den Stellen, um welche allein es sich handeln kann, oben von der Haut losgelöst ist, unten einem undurchdringlichen Knochengerüste, resp. einem Muskel (dem Musc. interradialis aboralis) aufliegt. Die Wirkungen aber zweier Steincanäle einer alten Hälfte auf die junge, in der Regeneration begriffene können die sein: entweder es entstehen an den beiden Gegenpuncten zwei neue, oder beide Wirkungen vereinigen sich zu einer Resultante, welche in e i n e m neuen Steincanale zum Ausdrucke kommt. Dazu eine weitere Complication der ersten Eventualität: hier werden die beiden jungen Steincanäle nur durch einen (jungen) Interradius getrennt sein, und sie können ihre Wirkung vereinen, um auch in diesem einen Steincanal zu erzeugen. In diesem Falle hat die Ophiure fünf Steincanäle. Um dies zu erreichen, müssen noch die übrigen Bedingungen erfüllt sein, was bei jeder Steigerung des Numerus immer unwahrscheinlicher wird. Theilt sich das Thier mit fünf Canälen, so wird aus der einen alten Hälfte mit drei ein neues Thier mit sechs entstehen können.

Schwerlich wird man die Unzahl der möglichen Complicationen in der Wirklichkeit jemals nachrechnen. Eins jedoch folgt daraus, wie mir scheint, für die Untersuchung mit Sicherheit: nämlich die M i n i m a l b e s t i m m u n g der vorhergegangenen Theilungen aus den Steincanälen der alten Hälfte; und dazu will ich die oben angeführten Fälle benutzen. Die vier Körperhälften unter *b* haben mindestens je eine Theilung durchgemacht. *c* hat mindestens zwei, *d* mindestens drei Theilungen bestanden; denn bei letzterem Thiere ist es klar, dass seine

Digitized by Google

beiden Steincanäle auf einer Seite von der Mittellinie nicht aus einer einfachen Wiederholung der Theilung hervorgehen können. Die beiden Steincanäle des letzten Exemplars, bezw. Schnitte durch die Madreporenplatten, habe ich in Th. I, Fig. 44 und 45 abgebildet; man erkennt sofort an der lebhafteren Färbung und dem weniger abgeplatteten Epithel, dass der mediale (Fig. 44) der jüngere ist. Die Körperhälften unter *e* mit je drei Canälen hatten endlich mindestens drei Theilungen hinter sich. In dem einen hatten sie nur eine Resultante, einen Canal in der jungen Hälfte erzeugt. Das beweist, wie kärglich im allgemeinen die übrigen Bedingungen mehrfache Canalanlagen gestatten. Und wenn die Beispiele die Minima der früheren Theilungen angeben, so ist doch deren Zahl mit aller Wahrscheinlichkeit viel bedeutender. Es wird sich daher die Theilung an demselben Thiere viel öfter wiederholen als dreimal [1]).

1) Warum bei der Ophiactis die neue Madreporenplatte jedesmal wieder die Lage der originalen erhält, wird aus vorstehendem klar sein; sie rückt bei der Ausweitung der Scheibe nach unten hinab. Schwieriger scheint die Frage, warum bei den Seesternen, deren regeneratorische Entwickelung doch im allgemeinen denselben Gang einschlägt wie bei der Ophiactis, die Platte stets wieder da auftrittt, wo die erste embryonale lag, auf dem Rücken nämlich. Dasselbe trifft die epigonalen Madreporenplatten vieler Asteridengenera ohne Schizogonie (II). Ich finde den Grund in vorgebildeten Wasserräumen in der Haut der Interradien, welche sowohl den Steincanal als das Herz hergeben. Die Schnittreihe eines jungen, regulären, fünfarmigen (noch ungetheilten) Asteracanthion (deren ich mehrere so zerlegte) zeigt, dass Herz und Steincanal noch nicht frei, sondern mit der vorspringenden Seitenwand der Interradien verwachsen sind. In einem Interradius, welcher den Steincanal nicht beherbergt, trifft man von unten nach oben erst die Mundeckstücke (Fig. 8 *An. o*), davor die Gefässringe; die ersteren gehen über in eine stark nach innen vorspringende Haut (Fig. 10), und diese zeigt auf allen Schnitten dasselbe Bild, nämlich einen Hohlraum, welcher nur von spärlichen Bälkchen durchzogen wird. Demselben Hohlraum entspricht in dem Interradius mit dem Steincanal im Schnitt ein ganz ähnliches Höhlensystem, welchem nur die reichlichen Trabekeln fehlen, offenbar das Herz (Fig. 9 *C*), daran am weitesten nach innen, auch noch mit der Wandung verwachsen, der Schnitt des Steincanales (Fig. 9 *D. o*). Erst später wird sich also der Steincanal mit dem Herzen aus der Wand loslösen und den freien Strang bilden, welchen man im erwachsenen Thiere findet; anfangs ist das Herz geradezu noch ein Theil der Leibeswand. Fällt nun auf den interradialen Theil des Gefässringes ein Gegenpunct, d. h. werden durch häufiges Zusammenklappen der Ringwände die umgebenden Gewebe, denen er anhängt, entweder durch äusseren Druck oder durch die zerrende Bewegung durchbrochen, so geschieht der Durchbruch an der dünnsten Stelle der betheiligten Haut, der Ring öffnet sich in den interradialen Wasserraum hinein; die weitere Wirkung des Gegenpunctes, die fortwährenden Inhaltsschwankungen des Wasserraumes durchbrechen auch die Haut aussen an der dünnsten Stelle, wodurch die Madreporenplatte entsteht. Gleiches geschieht mit dem Herzen.

In welcher Ausdehnung sich die interradialen Wasserräume im spätern Leben erhalten, ist mir unbekannt. Sie nehmen vermuthlich nicht in demselben Verhält-

Digitized by Google

2. **Rückenhaut.** Auch das Verhalten der Rückenhaut bei der Regeneration erlaubt uns nicht selten, wenn auch weniger häufig als die Steincanäle, einen Schluss zu machen aus einem Hautschnitte eines sich regenerirenden Thieres auf vorangegangene Theilungen. Alte Platten verschmelzen nicht selten an der Linie der Synostose. Die dadurch entstandenen grösseren, ungegliederten Hauttheile ähneln in letzterer Hinsicht der Haut der jungen Hälfte, welche sich noch nicht gegliedert hat. Reichthum an Kalklücken und Pigment in jenen, Mangel an beiden in diesen sind die Merkmale, welche beide unterscheiden lassen, so dass derartige Verwechslungen ausgeschlossen sind.

Die Ansatzstelle der neu erzeugten Rückenhaut an der alten (in der Theilungslinie) bleibt meist lange, ja immer sichtbar, dadurch dass das junge Gewebe, wenn es durch den Druck von innen gehoben wird, selten als einfache Fortsetzung des alten erscheint, vielmehr sich als Wulst an der Theilungslinie zusammenschiebt und sich über das äussere Niveau des Rückens empordrängt. In Th. I, Fig. 31 habe ich eine solche Uebergangsstelle der alten Rückenhaut (rechts) in die junge (links), welche jener an histologischer Ausbildung schon fast vollkommen gleicht, abgebildet. In einem Verticalschnitte können solche Wülste auf der alten Rückenhaut als Zeugen früherer Regenerationen dienen. Da sie jedoch mit wachsendem Alter mehr und mehr verschwinden, zeigen sie meist nur die letzte Theilungslinie sicher an.

Es giebt jedoch weitere Kennzeichen. Die gründen sich auf vortheilhafte Disposition jungen Hautgewebes, welches noch der festen Erhärtung entbehrt, zu Wachsthum und Ausdehnung, gegenüber den alten, stark verkalkten Platten mit ziemlich verdrängter und degenerirter Zellsubstanz. Bei einer normalen (nicht getheilten) Ophiure mit Hautschuppen umstehen diese die Centralschuppe des Rückens, wie die Haare einen Haarwirbel; und ein Längsschnitt durch die Haut an dieser Stelle würde in der Mitte die Centralschuppe den übrigen horizontal aufgelagert zeigen, die übrigen aber darunter hervorsehen lassen, so dass die linken nach links und oben schauten, die rechten nach rechts und oben. Gerade so jedenfalls eine junge Ophiactis. Nach der ersten Theilung, falls die Theilungslinie, wie anzunehmen, den Rücken halbirt und durch das Centrum geht, müsste der Schuppenwirbel an derselben Stelle wiederhergestellt werden, sobald die Rückenhaut der jungen Hälfte zur Grösse der alten herangewachsen wäre, sich nun gliederte und beide

niss zu, in welchem sie in der Jugend zum Körperumfange stehen, da sie dann sehr gross werden müssten und schwerlich bis jetzt unbeachtet geblieben wären. An sie knüpft vermuthlich auch die Bildung der epigonal entstehenden Steincanäle und Herzen an.


Digitized by Google

Hälften gleichmässig weiterwüchsen. Letzteres findet nicht statt. Vielmehr wächst das bildsamere junge Gewebe schneller als das alte, und die Rückenhaut der jungen Hälfte nimmt bei gleicher Armlänge doch die grössere Hälfte der Scheibe ein, daher der Wirbel nunmehr excentrisch nach der Seite der alten Körperhälfte zu liegt. Käme jetzt eine weitere Theilung, wobei die Theilungslinie ihrer früheren Richtung in denselben Interradien treu bleiben mag, so würde sie doch nicht die Rückenhaut so halbiren, dass wiederum der alte Theil der einen, der junge der anderen Körperhälfte angehörte; sondern die junge Rückenhaut würde so getheilt werden, dass der eine Theil zwar die eine Hälfte, der andere aber mit der alten Haut zusammen die andere Hälfte bedeckte. Diese letztere Hälfte trägt also schon vor der Regeneration einen Schuppenwirbel, eine Wechselstelle der Schuppenrichtung; und wenn die fehlende Hälfte wieder dazu ergänzt wird, so kommt ein Wulst an der Uebergangsstelle hinzu. Es wird nachher zwar am Platze des Wulstes kein eigentlicher Wirbel entstehen können, aber das fertige Thier wird doch die sicheren Anzeichen einer mehrfachen Theilung an sich tragen. Welche Verwickelungen dabei entstehen, wenn die Theilungslinie aus einem Interradius in einen andern überspringt, ist leicht zu erkennen; dann wird ein Hautlängsschnitt etwa die Merkmale einer einfachen oder doppelten Theilung, ein anderer die einer drei- und mehrfachen aufweisen können. Auf diese Art erhalten wir ein ähnliches Resultat, wie bei den Steincanälen, das nämlich, dass die Anzahl der Wirbel und Wülste in einem Hautlängsschnitt zwar nicht der Anzahl der Theilungen entsprechen muss, wohl aber das Minimum der vorhergegangenen Theilungen angiebt, also wieder eine Bestimmung des Minimums. Als Beispiel führe ich die Hautschnitte in Fig. 1 und 2 an, beide demselben Thiere entnommen. In Fig. 2 bezeichnet *C* die letzte Theilungslinie, der Wirbel in *A* eine frühere, vielleicht die erste; wahrscheinlich geht bei *B* eine dritte durch; in Fig. 1 gilt zunächst dasselbe, aber die reichere Verwerfung der Schichten in der Wirbelgegend (*A*) lässt vermuthen, dass sie eine grössere Anzahl von Theilungslinien umfasse.

### I. Einige Schlussbemerkungen.

In den vorstehenden Capitelabschnitten habe ich zu zeigen mich bemüht, wie bei der Vervollständigung einer dreiarmigen Körperhälfte jedesmal eine dreifache Anzahl junger Arme nach einigermassen mathematisch-physikalischer Berechnung erzeugt werden müsse. Wenn nun, wie ich folgerte, die Ophiactis fünfarmig zur Welt kommt, bei der ersten Theilung in eine drei- und zweiarmige Hälfte zerfällt (wie ich selbst solche zweiarmige beobachtet habe) und die letztere vier junge Arme

Digitized by Google

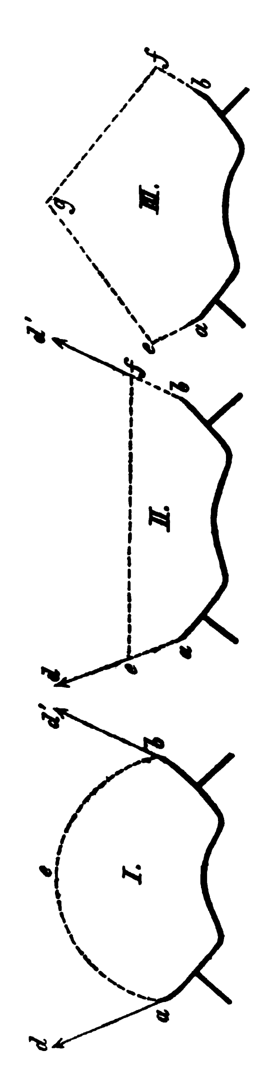
hervorsprossen lässt, so könnte aus dieser Vierzahl die Hinfälligkeit meiner Theorie gefolgert werden. Den hieraus erwachsenen Einwurf will ich jetzt womöglich zu entkräften versuchen.

Bei der angestrebten Abrundung der Körperhälfte zum Individuum (s. B) bogen sich die drei Arme zum Zwecke der Verengerung der weitklaffenden Magenöffnung möglichst auseinander, bis je zwei Nachbarn einen Winkel statt von 60°, von 70° bildeten. Dadurch wurden die blinden Enden der Gefässringe, welche Lage sie früher auch haben mochten, einander zugekehrt, convergirend. Ich habe aus dieser Convergenz in den Holzschnitten sub *D* die beiden typischen jungen Poli-schen Blasen und die drei jungen Arme hergeleitet. Der Vorgang beruhte hauptsächlich darauf, dass der Stoss aus dem alten Gefässringe dem Schliessungsbogen eine spitzwinklige Form zu geben suchte (Holzschn. *I*), dass dagegen Widerstände den spitzen Winkel in eine doppelt geknickte Linie umsetzten, wobei die beiden Stösse *ad* und *cd'* (Holzschn. *II*) den mittleren Bogentheil *ef* vor sich herschieben wollten. Diese Tendenz, welche nur bis zu einem gewissen Grade ausführbar war, schuf an den Knickungspuncten *e* und *f* die beiden Blasen, diese brachten endlich zusammen mit den Stössen aus dem alten Ringe die drei jungen Arme hervor.

Einer zweiarmigen Körperhälfte, welche sich zu individualisiren strebt, vor allem durch Verengerung des Mundes durch Auseinanderspreizen der Arme, wird dieses niemals so vollständig gelingen, als der dreiarmigen, die beiden Arme müssten dazu einen Winkel von 180° bilden, sich also in einer geraden Linie gegenüberstehen. Dass das nicht möglich, lehrt ein Blick auf das Bauchscheibenskelet. Auch die Erfahrung weist keine derartig verbogenen Thiere auf, der Winkel zwischen den beiden Armen steigt auch hier kaum auf 90°. Die Folge davon ist, dass die beiden Stösse aus den blinden, resp. durchbrochenen Enden des Gefässringes niemals gegeneinander convergiren, nicht einmal parallel laufen können, sondern divergiren müssen; und das halte ich für die Ursache, welche statt zweier typischen Poli'schen Blasen drei, statt dreier junger Arme vier hervorbringt. Ein Schliessungsbogen des Wassergefässringes wird auch hier entstehen müssen, ganz wie bei dem dreiarmigen Thiere, indem der ausgetretene Gefässinhalt die Haut an der Theilungslinie unterwühlt; er wird ebenso aus der verticalen in die horizontale Ebene umgelegt werden wie dort. Aber er wird viel grösser sein und mehr als die halbe Peripherie des Ringes einnehmen, der alte Ringtheil dagegen nur die kleinere Hälfte. Die Tendenz der convergirenden Stösse im Abschnitt D Holzschn. *I* war, aus dem Bogen einen spitzen Winkel zu machen. Hier muss die der

Digitized by Google

divergirenden eine andere sein, wie die folgenden Holzschnitte lehren, nämlich die, den Bogen in *I* durch Spannung überzuführen in die geknickte Linie *II*, *a e f b*. Stände dieser Umgestaltung im Bogen *I*, *a e b* an jedem Puncte der gleiche Widerstand entgegen, so müsste die schliessliche Form in *II* erreicht werden durch allmälige, gleichmässig fortschreitende Abflachung des Bogens. Der Widerstand ist aber verschieden, nämlich am grössten in der Medianlinie, wo die Lippenmuskeln zusammenstossen und sich mit Magen und Rückenhaut zugleich verbinden, ohne zwischengeschobenen Leibesraum. Daher kann die Ueberführung des Bogens *I*, *a e b* in die gerade Linie *e f* nur durch eine Knickung in der Medianlinie geschehen, nämlich in *III*, *g*. So wird der Winkel *III*, *e g f* die Mittelstufe zwischen dem Bogen *I*, *a e b* und der geraden Linie *II*, *e f*. Der Winkel würde sich allmälig zur geraden Linie strecken, wenn nicht inzwischen die beiden lateralen Blasen ausgestülpt würden, und nach ihnen die dritte, mediale. Sie liegen in *III*, *e*, *g* und *f*. Je zwei Nachbarn erzeugen einen medialen Arm, *e* und *f* aber mit den Stössen aus dem alten Gefässringe je einen lateralen. So muss jede zweiarmige Körperhälfte stets vier junge Arme hervortreiben.



Das Resultat ist demnach dies, dass aus jeder Körperhälfte einer getheilten Ophiactis, mag das Gesammtindividuum noch die ursprünglichen fünf Arme besitzen oder durch frühere Schizogonie sechsarmig geworden sein, in jedem Falle ein sechsarmiges Thier bei der Regeneration hergestellt wird[1]. — —

Ich bin bisher in der Schilderung und Erklärung der Regeneration von der Theilung als einer gegebenen Thatsache ausgegangen, ohne nach der Ursache der letzteren zu fragen. Kann ich auch diese in

1) Sollte der Fall vorkommen, dass einige von den zweiarmigen Körperhälften nicht aus originalen, ungetheilten, fünfarmigen, sondern aus sechsarmigen Thieren herstammen, so muss die andere Hälfte vier Arme haben; und da erhebt sich die

Digitized by Google

keinem irgendwie zuverlässigen Maasse ermitteln, so liegt doch vielleicht in folgenden Erwägungen ein Wegweiser für künftige Untersuchungen.

Die Ophiactis, so wie die übrigen durch Dichotomie sich vermehrenden Asteroiden bekunden in diesem Verhalten eine Bilateralität, welche mit ihrem sonstigen radiären Bau scharf contrastirt. Die Vermuthung liegt nahe, dass man als Träger der Bilateralität dasjenige Organ anzusehen hat, welches, im Gegensatze zu den übrigen, nicht radiär, sondern bilateral angelegt wird. Dieses ist aber allein die Leibeshöhle oder die beiden seitlichen Ausstülpungen des embryonalen Darmes, die Peritonealsäcke (von welchen in den meisten Echinodermenclassen sich weiter das Wassergefäss abgliedert). Die Vermuthung, dass diese den Anstoss zur spätern Zweitheilung des Thieres geben möchten, wird wesentlich unterstützt durch die Beobachtung METSCHNIKOFF's, welche GÖTTE anführt (I, p. 609 und 632 zweite Reihe), dass gerade bei den Ophiuren die Peritonealsäcke am meisten symmetrisch angelegt werden, daraus sich die Regelmässigkeit ihrer Theilung leicht würde herleiten lassen. Die Unregelmässigkeit dieses Phänomens bei den Seesternen liesse sich vielleicht weiterhin unschwer mit der Unterbrechung des Leibeshöhlenraumes durch die einseitig entwickelten Blinddärme des Rectums in Zusammenhang bringen. Die gemeinsame Theilnahme gerade dieser beiden Classen an der Schizogonie und die Begründung der Dichotomie in der bilateralen Anlage der Peritonealsäcke stimmen weiterhin sehr gut mit den gleichfalls von GÖTTE (I, p. 610) angeführten Beobachtungen J. MÜLLER's und METSCHNIKOFF's, wonach eine vollkommene Symmetrie dieser Anlagen in seltenen Fällen bis jetzt nur bei Ophiuren und Asterien vorkommt, »indem sich beiderseits eine gegliederte Wassergefässanlage entwickelte.«

Hier berühre ich auch noch die Uebereinstimmung zwischen der untergeordneten Bedeutung der Leibeshöhle und der Zufälligkeit der Theilung. Wir kennen alte regulär fünfarmige Asteracanthion- und Ophiactisexemplare, wir wissen, dass die erste Theilung an kein be-

Frage: Wie kommt es, dass diese Hälften nur zwei junge Arme treiben, also auch zu sechsarmigen Thieren sich ergänzen? Auch diese ist, denke ich, unschwer zu beantworten. In Holzschn. *I* sub *D* war der von den Stössen aus dem alten Gefässringe intendirte Winkel des Schliessungsbogens zu spitz, als dass er erreicht werden konnte, daher die Knickung und die zwei POLI'schen Blasen. Bei einer vierarmigen Hälfte wird die Convergenz der Ringenden ungleich stärker sein müssen, der betreffende Winkel, in welchen der Schliessungsbogen umgeformt werden soll, ebensoviel flacher; ein solcher flacher Winkel kann aber in der That leicht hergestellt werden, daher die doppelte Knickung des Bogens wegfällt. Die Folge ist, dass nur eine POLI'sche Blase ausgestülpt wird, in der Mittellinie, und diese bedingt weiter blos zwei junge Arme.



Digitized by Google

stimmtes Lebensalter gebunden ist, und wir vermuthen, dass dasselbe Thier nicht, wenn es ungestört bleibt, eine feste Anzahl von Theilungen hintereinander durchmachen muss, sondern dass der Process beliebig sistirt werden kann. Andererseits treffen wir bisweilen sechsarmige Exemplare an in Ophiurengeschlechtern, welche in der Regel sich nicht theilen; ich entsinne mich z. B. einer grossen Ophiomyxa pentagona mit sechs Armen aus dem Strassburger Museum; und bei der kommt es mir wahrscheinlicher vor, dass sie aus einer gelegentlichen Theilung entstanden sei, als dass sie das feste Gesetz der fünf Armanlagen im Embryo durchbrochen habe. — —

Endlich corrigire ich noch einige Schlüsse, welche ich im ersten Theile aus der vergleichenden Anatomie ziehen zu müssen geglaubt hatte, auf Grund der bei der regeneratorischen Entwickelung ermittelten Thatsachen. Ich hatte dort im ersten Capitel die Mundeckstücke mit ihren Deckplatten, den ossa peristomialia, sowie den ossa tectoria angularium oris ab- und adoralia, in die Reihe der Armgliederknochen einzureihen versucht, in der Weise, dass zwei conjugirte Mundeckstücke, verbunden und durch einen Horizontalschnitt wieder getheilt, zwei Wirbeln entsprächen, das os peristomiale aber zwei brachialen Bauchplatten und die ab- und adoralen Deckplatten zwei Paaren von Lateralplatten. Dieser Schluss wird durch die Ergebnisse der Entwickelung dahin modificirt, dass nur die äussere Hälfte der Mundeckstücke, in gleicher Weise behandelt, zwei Wirbeln und die ossa peristomialia zwei Bauchplatten homolog zu setzen, dass dagegen die adoralen Hälften der Mundeckstücke mit ihren Deckknochen als Producte einer besonderen Integumentfalte, als eigenartige Theile der Scheibe, ohne Homologa in den Armen, anzusehen sind. — Ein weiterer vergleichend anatomischer Schluss, welcher als solcher vielleicht correct war und sich auf die Appendices des Wassergefässringes bezog, wird ebenfalls hinfällig. Wenn ich dort aus allerlei anatomischen Uebergängen folgerte, die sämmtlichen Appendices (ausser den Armwassergefässstämmen), nämlich die einfachen oder mehrfachen Poli'schen Blasen, die Wassergefässe der Leibeshöhle der Ophiactis, die Schläuche in den braunen Körperchen der Seesterne, und dergl. m., seien ursprünglich gleichwerthige, nachher nur in verschiedene Gruppen zusammengefasste Ausstülpungen des Wassergefässringes, so zeigt doch die Entwickelung, dass gerade entgegengesetzt die Poli'schen Blasen zuerst und einheitlich angelegt werden, und dass die übrigen Anhängsel als untergeordnete, atypische erst später zu ihnen hinzukommen.

Digitized by Google

## Drittes Capitel. Vergleichendes.

Die Thatsachen, dass die Arme bei den Larven der Stachelhäuter ziemlich spät nach dem Eintritt in's physiologische Leben sich entwickeln, dass weiter regenerirte Arme sich in nichts von embryonalen unterscheiden, dass manchen Seesterngeschlechtern zwischen den originalen Armen epigonal junge hervorsprossen, und dass endlich eine verlorene Armspitze bei der Ergänzung ganz die Ausbildung eines ursprünglichen Armes erhält, machen es wahrscheinlich, dass die regeneratorische Entwickelung mit der embryonalen in ihrem Causalnexus sehr bald übereinstimmt. Wenn nun sonst eine vergleichende Uebersicht in hervorragendem Maasse der Entwickelungsgeschichte anheimzustellen ist, so berechtigt mich doch wohl diese Wahrscheinlichkeit, eine Vergleichung der übrigen Echinodermenclassen, zunächst des Seestern- und Seeigelhabitus, auf die bei der Regeneration wirkenden Bildungsgesetze zu gründen. Um den Kreis der Wahrscheinlichkeit nicht zu überschreiten, schliesse ich den Darm, die Regenerationsorgane und einige untergeordnete Bildungen aus. Meine Absicht ist, die Hauptverschiedenheiten auf möglichst einfache Differenzen der Bildungsursachen zurückzuführen und daraus die Verschiedenheit des einzelnen herzuleiten. Ich finde da folgende ziemlich fundamentalen Bestimmungen:

1. Verdünnung der Haut unterhalb des Armwassergefässes bedingt die Ambulacralrinne der Seesterne; bei den Seeigeln bleibt sie verdickt wie bei den Ophiuren.

2. Verminderung der Armknickung (Cap. II, F) führt die Ophiuren in Seesterne, Verstärkung in Seeigel über.

1. Der erste Punct scheint zu klar, als dass er noch besonders hervorgehoben zu werden verdiente. Gleichwohl verlangt er einige Aufmerksamkeit; denn ich verstehe unter den Eigenthümlichkeiten der Ambulacralfurche nicht blos ihre Vertiefung, sondern auch die besondere Form der Blutgefässe und des Nervenbandes. Die Vertiefung ergiebt sich aus der Hautverdünnung selbst und aus einem Ueberwachsen des seitlichen Integumentes. Die Verdünnung aber wird zugleich die Ursache einer Widerstandsverminderung bei der Ausbildung des Nervenbandes und der Blutbahn. Fällt bei der Anstauung des Nervenbandes zu einzelnen Ganglien (Cap. II. E), gleichzeitig mit dem Hervorsprossen je eines Tentakelpaares, der äussere, untere Hautwiderstand hinweg, so fehlt damit die Ursache, welche (durch eingeschaltete Scheidewände) die einzelnen Ganglien als solche auseinanderhält. Die Elasticität der

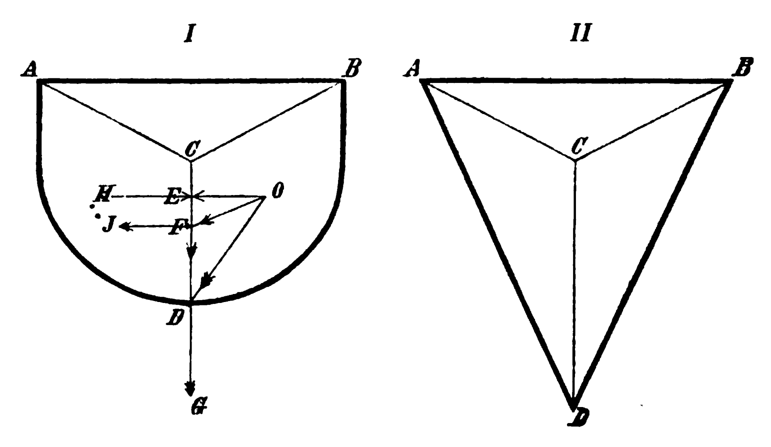


Digitized by Google

Nervenmasse bewirkt daher Ausgleichung der Knoten zu den glatten Nervenbändern der Asterien, ähnlich wie bei dem aufsteigenden Theile des brachialen Nervenstammes der Ophiuren. Dass der Ausgleich nicht zur vollständigen Verwischung führt, hat LANGE gezeigt (IV. p. 270); und ich bemerke, dass eine geringe Andeutung des doppelten Ganglienpaares oft auch noch im aufsteigenden Theile des brachialen Nervenstammes der Ophiuren erhalten bleibt.

Die zweite Wirkung der Verminderung des äusseren Hautwiderstandes betrifft den Querschnitt der Blutbahnen. Bei den Ophiuren erhält er die unten abgeplattete Form von Holzschn. *I*, offenbar eine Folge der darunter gelegenen Bauchplatte. Nimmt man diese weg, so muss der rundliche Querschnitt in den dreieckigen der Seesterne (Holzschn. *II*) übergehen aus folgenden Gründen:

Die Ursache, welche die Form der Wandungen bestimmt, ist der Seitendruck der Blutströme. Im unpaaren Gefässe muss der Druck derselbe sein wie in den lateralen, da die Röhren mit einander an vielen Puncten communiciren. Der Seitendruck kann nach Wegnahme der Bauchplatten blos da sich äussern, wo die Wände Verbiegungen gestatten; daher wird seiner Wirkung zunächst entzogen die Wand *AB*.




Ebenso wenig können die inneren Wände *AC*, *BC* und *CD* eine Richtungsänderung erfahren, da die Druckverhältnisse auf beiden Seiten dieselben bleiben; sie werden durch den auf beiden Seiten gleichen Druck in ihrer Lage erhalten. (Dabei ist es gleichgiltig, ob wir für das unpaare Gefäss, wie ich, HOFFMANN's oder LANGE's verbesserten Querschnitt zu Grunde legen). Es sind also nur zu berücksichtigen die äusseren Wände *AD* und *BD*. Um die Wirkung des Seitendruckes zu untersuchen, ersetze ich diesen durch Einzelkräfte, welche ungefähr vom Mittelpuncte

Digitized by Google

des Blutstromes, $O$, rings auf die Seiten wirken; sie mögen, da die Differenzen nicht gross sein können, an allen Stellen der Wand gleich gesetzt werden. Die Kräfte müssen an der Mittelwand $CD$, welche den beiden fraglichen Blutströmen in den lateralen Gefässen gemeinsam ist, eine doppelt so starke Wirkung haben, als an den übrigen. Die Wirkung wird daher hier die überwiegende, die bestimmende für den ganzen Querschnitt werden müssen. Sie ist aber diese: Ein Stoss, welcher vom Centrum $O$ senkrecht auf die Mittelwand trifft, $OE$, wird durch einen gleichen Stoss aus dem andern Gefässe, $HE$, aufgehoben, dient also allein zur Aufrechterhaltung der Lage der Wand $CD$ in $E$. Die sämmtlichen Stösse dagegen, welche, von $O$ aus, die Wand $CD$ zwischen $E$ und $D$ treffen, haben, ausser dieser Wirkung, die Wand in ihrer Lage zu erhalten, noch eine andere, welche zunimmt, je weiter wir von $E$ nach $D$ fortschreiten, und welche eine Verlängerung der Wand $CD$ über $D$ hinaus bezweckt. Der Stoss $OF$ z. B. zerlegt sich in zwei Componenten; die eine, $FJ$, senkrecht zu $CD$, wird durch die Gegencomponente aufgehoben und fixirt mit dieser den Punct $F$, die andere fällt in die Richtung $FG$ und verlängert $CD$ über $D$ hinaus nach $G$ zu. Je eine Componente von letzterer Tendenz liefern die sämmtlichen Stösse von $E$ bis $D$. Aehnliche Wirkungen werden zwar auch in $B$ und $A$ auftreten, aber die bei $CD$ muss jede von ihnen um das doppelte übertreffen, da hier die Stösse aus den beiden Mittelpuncten der Blutströme in den lateralen Gefässen vereinigt sind, bei $A$ und $B$ jedoch nur je ein Strom wirkt. Mögen daher auch bei der Gleichsetzung des Seitendruckes auf alle Theile der Wandung Ungenauigkeiten vorliegen, der doppelte Antheil der Ströme von $E$ bis $D$ aus beiden Mittelpuncten genügt, um die Verlängerung von $CD$ über $D$ hinaus zum bestimmenden Momente für den gesammten Querschnitt zu stempeln. Diese Verlängerung wird so lange andauern, bis die Seitenwandungen $AD$ und $BD$ vollständig gespannt, d. h. in gerade Linien übergeführt sind. So erhalten wir denn aus dem Querschnitte der Blutgefässe der Ophiactis in Holzschn. *I* den der Seesterne in Holzschn. *II*. Die Eigenheiten der Ambulacralrinne der Asterien scheinen so durch die Verdünnung der Bauchplatten sehr gut aus der Armbildung bei den Ophiuren zu folgen[1]).

Man hat indess nicht nur der Wirkung, sondern auch der Ursache der Hautverdünnung, oder wenn man von den Seesternen zu den Ophiuren übergehen will, der Hautverdickung nachzuforschen. Ich habe in Th. I, Cap. II Greeff's Erklärung, als würde die Ambulacralrinne von beiden Seiten überwachsen, zurückweisen zu müssen geglaubt; jetzt

1) Der Seestern Cribrella sanguinolenta, welchem nach Lange (IV, p. 276) die dachförmige Vorwölbung des Bandes fehlt, ist noch besonders zu prüfen.

Digitized by Google

will ich versuchen, wenigstens die Möglichkeit einer einfacheren Erklärung darzuthun. Man lasse aus irgend welchen Ursachen in einer Ophiurenlarve bei der Entwickelung eines neuen Armes das junge Armwassergefäss bei seiner Ausstülpung nur ein klein wenig tiefer in die Haut eindringen, so dass am inneren Mundrande, wo die Ausstülpung erfolgt, das Bildungsgewebe eine dünnere Schicht bildet, so wird, wenn dadurch die Kette der formbildenden Kräfte nicht zu sehr alterirt ist, aus der Ophiure ein Seestern von der Art der Brisingiden. In diesem Falle ist die Ursachenverschiebung im Embryo eine äusserst geringe, der Erfolg ein bedeutender.

2. Das zweite Moment, welches die Ophiuren entweder in Seesterne oder in Seeigel überführen sollte [1], bezog sich auf die Knickung des Armwassergefässstammes (eigentlich des ganzen Armes, wofür man als bestimmendes Hauptorgan den Wassergefässstamm nehmen kann). Die Knickung ist in Cap. II, F beschrieben worden. Sie brachte am Gefässe den aufsteigenden Ast hervor, woran sich weitere Consequenzen anschlossen. Dass die Knickung in ihrer Ausprägung Schwankungen unterworfen ist, zeigen die Ophiuren selbst; denn sie ist bei denen mit zwei Paar Mundtentakeln stärker als bei denen mit einem Paare. Ihre weiteren Schwankungen über dieses Maass hinaus genügen, wie ich glaube, um die meisten Eigenthümlichkeiten der benachbarten Echinodermenclassen darauf zu gründen, so zwar, dass eine Zunahme der Knickung aus der Ophiure den Seeigel, eine Abschwächung und Aufhebung den Seestern hervorbringt. Die Folgen einer scheinbar so unbedeutenden Veränderung können, glaube ich, gar nicht hoch genug angeschlagen werden, denn bei den Seesternen z. B. verrücken sie fast die sämmtlichen Homologien, welche zwischen ihren Einzeltheilen und denen der Ophiuren von der vergleichenden Anatomie aufgestellt worden sind, in einer Ausdehnung, dass von der überaus grossen Menge der inneren und äusseren Skeletstücke und ihren Muskeln kaum einige wenige völlig den gleichnamigen Theilen der Schlangensterne entsprechen. Um von vornherein die Ungeneigtheit, einer scheinbar so geringfügigen Ursache so weittragende Wirkungen zuzugestehen, in möglichstem Maasse zu mindern, bitte ich den Leser zweierlei zu bedenken; ich verweise erstens auf die ausserordentliche Gleichmässigkeit der Armglieder, welche so

1) Es wird mit dieser Aneinanderreibung keineswegs die Aufdeckung des genealogischen Zusammenhangs, sondern vielmehr eine vergleichende Uebersicht über die verschiedenen Echinodermenclassen nach einer möglichst einheitlichen, durchgreifenden und verständlichen Anschauungsweise versucht, ähnlich wie GÖTTE (I, p. 631) dieselben Thiere nach verschiedenen Gesichtspuncten in Reihen gebracht hat.


Digitized by Google

gross ist, dass wir ausser dem centralen oder Scheibentheile nur einige wenige Glieder von den Armen brauchen, um darnach das ganze Thier zu construiren, daher jede Aenderung an diesen ersten Gliedern alle übrigen sofort mit beeinträchtigen muss, und ich bitte zweitens, alle die verwickelten Folgen, welche die Armknickung (oder die Knickung des brachialen Wassergefässstammes) bei der Ophiactis nach sich zog, sich aus Cap. II, F in's Gedächtniss zurückzurufen. Ich bespreche zuerst die Seesterne, nachher die Echinen.

Bei den Seesternen liegen die brachialen Wassergefässstämme mit dem Ringe in derselben Ebene, sie gehen von ihm horizontal nach aussen. Lassen wir ihre Entwickelung nach dem Muster der Ophiactis geschehen, so haben beide das gemein, dass diese Gefässe als anfangs nach innen gerichtete Ausstülpungen des Ringes ihre Pendelschwingung nach aussen durch einen untern Bogen vollführen, dass dann der Gefässanfang bei der Ophiure wieder in die perpendiculäre Lage zurückgeführt wird (Armknickung), während beim Seestern dieser abermalige Richtungswechsel fehlt. Die allererste Folge davon ist, dass die Zahnträger, durch die erste Pendelschwingung abgegliedert und nach aussen gerückt, nicht wieder, wie bei der Ophiactis, aufgerichtet werden, sondern in schräger Lage von einander abstehen. Der Unterschied geht so weit, dass sie bei der Ophiactis unter- und innerhalb von dem Ringe liegen (Th. I, Fig. 15), bei den Seesternen dagegen aussen an den Ring stossen (Fig. 8). Die secundäre Ausbildung beweglicher Zähne und ihrer Muskeln kommt bei den Seesternen nicht zu Stande.

So lange bei der Ophiactis die Armwassergefässe horizontal nach aussen sahen, hatten die centrifugalen Ströme in diesen eine doppelte Wirkung, nämlich Verlängerung der Arme und zugleich Entfernung ihres Ansatzpunctes vom Ringe, d. h. eine Erweiterung des Ringes an der betreffenden Stelle (daher die bogenförmigen Ausbiegungen des Ringes auf den Mundeckstücken. Th. I, Fig. 15). Die letztere Wirkung des centrifugalen Strebens wurde aufgehoben durch die Armknickung, welche die Ströme aus dem Ringe in eine andere Ebene abzubiegen zwang. Bei den Seesternen bleibt die centrifugale Tendenz, da die Knickung und Stromablenkung fehlt, auch am Ringe thätig, sie führt zu seiner Erweiterung und zur entsprechenden Verbreiterung seiner Verschlussfläche, d. h. zur Ausbildung einer Buccalmembran.

Die Armknickung bedingte weiter Verengerung des Armes, bezw. Verschmelzung zwischen Rückenhaut und Wirbelsäule. Verengerung und Verschmelzung fallen weg bei den Seesternen. Der Ausfall der ersteren schafft Raum für die Entwickelung der Lebern, der der letzteren hat eine Menge weiterer Folgen.

Digitized by Google

Die Verschmelzung zwischen Rückenhaut und Wirbelsäule, zugleich mit einer durch die Armknickung gesetzten Wachsthumsverzögerung der Rückenhaut, wurde zunächst die Ursache für die typische Abgliederung der Wirbel der Ophiactis. Indem die Wirbelsäule an allen Verschmelzungspuncten nach vorn und oben sich emporhob und verschob, wurde sie überall zwischen den Tentakelpaaren von den Bauchplatten abgelöst, so dass jeder Wirbel an diesen mit zwei Paar Fortsätzen, vor und hinter dem Tentakel, haftete; die Einknickung der Säule geschah an den dünnsten Stellen, jedesmal über einem Ablösungspuncte. Ganz anders bei den Seesternen. Die Verschmelzung mit der Rückenhaut fehlt, und damit die Verdickung der Säule nach oben (sowie die Umbildung der Tentakelgefässe zur Schleife) und die Ablösung von den Bauchplatten. Die Einknickung der Säule erfolgt an den dünnsten Stellen, sie liegen aber jetzt nicht mehr zwischen den Tentakelpaaren (wo die Säule bei fehlender Ablösung massiv geblieben ist), sondern über denselben. Daher kommt es, dass vermuthlich kein einziger Wirbel eines Seesternes dem einer Ophiure homolog ist; ich sage »vermuthlich«, weil vielleicht die zwei oder drei ersten Armwirbel eine Ausnahme machen. Wollte man aus einem Seesternwirbel (Fig. 8 *Vr*) einen Ophiurenwirbel herstellen, so hätte man ihn quer zu theilen, so dass seine massiven seitlichen Fortsätze beiderseits durch eine Spalte in je zwei zerfielen, die Abgliederung aber der Wirbelsäule durch die Spalte bestimmt würde. Umgekehrt, sollten aus Ophiurenwirbeln Seesternwirbel hervorgehen, so müsste jederseits der seitliche Fortsatz hinter dem Tentakel mit dem Fortsatze des nächsten Wirbels vor dessen Tentakel verschmelzen, und ein Wirbelende müsste nicht zwischen die benachbarten Fortsätze zweier Wirbel fallen, sondern zwischen die Fortsätze desselben Wirbels. Demnach ist ein Seesternwirbel nicht dem einer Ophiure homolog, sondern der hintern und vordern Hälfte zweier Nachbarn, wie dies in untenstehendem Schema ausgedrückt ist. Ich habe die ersten Wirbel hier

Ophiuren : Ordnungszahlen der Wirbel   III   IV   V

I/2  II/2  I/2  II/2  I/2  II/2

Seesterne : Ordnungszahlen der Wirbel   III   IV   V

ausgenommen, weil ich sie bei der Ophiactis, soweit sie der Scheibe angehören, in meiner Untersuchung etwas vernachlässigt hatte und den Fehler nachher nicht mehr nachzuholen vermochte. Es ist möglich, da diesen Wirbeln die Verschmelzung mit der Rückenhaut nicht zukommt, dass ihre Beziehungen zu den gleichnamigen der Seesterne engere sind, als bei den eigentlichen Armwirbeln. Zu bemerken ist, dass die meisten

Digitized by Google

Abbildungen bei Bronn u. a. diesen ersten Wirbeln entnommen sind, daher sie nicht auf einen durchgängigen Werth für alle Ophiurenwirbel Anspruch erheben können.

Genau so wie die Wirbel sind die schwachen Intervertebralmuskeln der Seesterne (Fig. 8 *M. iv*) aufzufassen. Sie liegen natürlich, da sonst zwecklos, über den Gelenken, also über den Tentakelgefässen. Die benachbarten Hälften zweier verschiedenen Muskeln entsprechen einem einzelnen Zwischenwirbelmuskel der Ophiactis.

Die durch die Armknickung bewirkte Verschmelzung zwischen Rückenhaut und Wirbelsäule wurde weiterhin der Grund zur typischen Abgliederung des brachialen Hautskelets. Dass diese bei den Seesternen eine ganz andere werden muss, leuchtet ein. Zwar können gewisse Homologien im Détail erreicht werden, in der Hauptsache aber werden die Reliefbildungen an der Oberfläche das bestimmende Moment sein und eine allgemeine Verschiedenheit nach sich ziehen. Am festesten ist die Gliederung der Haut seitlich bedingt, durch die Verbindung der Wirbel mit dem Integument; die seitlichen Armverbiegungen bringen hier die Einknickungen der Haut zu den Lateralplatten (Fig. 8 *L. br. l*) zu Stande, daher diese Randplatten denen der Ophiactis ebensoweit homolog sind, als die Wirbel. Aehnlich kann die Armbiegung nach oben und unten in der Verticalebene Rückenplatten erzeugen, welche in gewisser Weise denen des Ophiurenarmes entsprechen. Solche Rückenplatten sind die, welche die mittlere Stachelreihe des Asteracanthionarmes tragen. Im übrigen geht das Hautskelet der Seesterne seinen eignen Weg.

In Cap. II, F ist schon gezeigt worden, wie durch die horizontale Richtung des brachialen Wassergefässes nach aussen die beiden radialen Muskeln erzeugt werden und wie das Materiel für die Weiterführung dieser Muskelreihe zwischen Wassergefäss und Nervenband sich einschiebt, wie es aber durch die Armknickung wiederum verdrängt wird; daher sich die Muskelreihe auf die beiden ersten Muskeln, den superior und inferior, beschränkt. Die Knickung fehlt den Seesternen, das Material bleibt daher bestehen, und die Reihe der Ambulacralfurchenverengerer wird weitergeführt (Fig. 8 *M. r*). Eine Wirkung der beiden Muskeln bei der Ophiactis war die Längstheilung des Wirbelsäulenanfanges, oder die Ausbildung des Gelenkes zwischen zwei conjugirten Mundeckstücken, weiterhin, wo die Muskeln fehlten, erfuhr die Säule blos eine Quergliederung in einzelne Wirbel. Die Wirkung der fortgeführten Muskelreihe bei den Seesternen ist die, dass jeder einzelne Wirbel noch der Länge nach getheilt ist, nach Art der Mundeckstücke der Ophiuren.

Digitized by Google

Eine besondere Berücksichtigung verlangt noch die übrige Muskulatur. Die eigentlichen Zahnmuskeln der Ophiuren, Musc. interradiales ador. sup., habe ich, wie schon erwähnt, bei den Seesternen nicht wiedergefunden, wohl aber die gleichnamigen inferiores, welche sich quer vor die adoralen Enden zweier benachbarten Mundeckstücke verschiedener Arme vorlagern (Fig. 8 *M. ad. i*). Die Verschiebung der Mundeckstücke in Folge der fehlenden Armknickung versetzt sie in andere Lagebeziehungen als bei den Ophiuren. Bei letzteren beschrieb ich (Th. I, Cap. III) zwei Kränze von Scheibenmuskeln, einen äusseren und einen inneren, der äussere wurde gebildet von den zwei radialen Muskeln (Bauchfurchenverengerern) und dem Musc. interradialis aboralis, der innere von den oberen und unteren Zahnmuskeln. Bei den Seesternen ist der innere Kranz zusammengesetzt aus den unteren Zahnmuskeln, welche nach aussen rücken, und den ersten Bauchfurchenverengerern (den oberen der Ophiactis; Fig. 8 *M. ad. i.* und *M. r*), der äussere aus den interradialen aboralen Muskeln, die gleichfalls nach aussen gerückt sind (Fig. 8 *M. ab*). Als besondere Muskeln fand ich am Asteracanthionarme wesentlich noch zwei Gruppen. Die eine, deren Fasern der Längsrichtung des Armes parallel ziehen, verbindet die unteren Flächen je zweier Randplatten (Fig. 8 *M. l*), krümmt also den Arm; da wo zwei Arme sich berühren, setzt sich diese Hautmuskelreihe des einen Armes fort auf die des anderen durch einen quergelagerten Muskel, parallel dem adoralen und aboralen interradialen Muskel; man könnte ihn als Musc. interradialis tertius oder externus bezeichnen. Für diese Muskelgruppe existirt kein Homologon bei den Ophiuren. — Die zweite den Seesternen eigenthümliche Muskelgruppe ist schräg zu den Armen gestellt. Sie verbindet die seitlichen Wirbelfortsätze mit dem Integumente (Fig. 8 *M. tr*). Die Homologa bei den Ophiuren sind leicht zu entdecken, es sind nicht Muskeln, sondern die Gelenkbänder, welche von den seitlichen unteren Wirbelfortsätzen zu den Bauch- und Seitenplatten sich hinüber spannen (Th. I, Cap. II, 4. 8).

Hiermit, glaube ich, sind im allgemeinen die Unterschiede erschöpft, welche aus der fehlenden und vorhandenen Armknickung zwischen Seesternen und Ophiuren erwachsen. Eine andere Beurtheilung werden die Ambulacralfüsschen erfahren müssen. Man wird auch diese nicht ohne weiteres in beiden Classen einander homolog setzen dürfen. Vielmehr, meine ich, sind die Seesternfüsschen den Schlangensterntentakeln gerade so weit homolog, als ein Comatulaarm einem Asteroidenarm, nämlich etwa zur Hälfte. Bei der Comatula wird man nach Ursachen suchen müssen, welche das weitere Vordringen des brachialen Wassergefässes am Rande der Scheibe verhindern und ihn in zwei thei-

Digitized by Google

len (ähnlich wie in den Ausnahmefällen der Seesternarm getheilt werden konnte, Cap. II, G). Entsprechende Ursachen werden die Tentakelausstülpung nicht weiter wachsen lassen, sondern sie in einen oberen und einen unteren Ast spalten; der obere wird zur Ambulacralampulle, der untere zum Saugfüsschen. Die Verschiedenheit beider möchte ich lediglich auf den verschiedenen physiologischen Gebrauch schieben, wie er aus der äusseren und inneren Lage entspringt.

Eine nicht ganz heterogene Ursache, überwiegender Widerstand nämlich des Armintegumments gegen das vordringende Ambulacralsystem, scheint mir unter den Seesternen die Unterschiede zwischen den Geschlechtern mit doppelter Füsschenreihe und den Asteracanthiden mit höherer Anzahl hervorzurufen. Bei CLAUS finde ich die Bemerkung (Grundzüge der Zoologie, II. Auflage, p. 232): »Nach STIMPSON giebt es übrigens Asteracanthiden mit 2, 6 und 8 Fussreihen.« Die Erklärung für eine scheinbar so auffallende Thatsache ist leicht zu geben. In der Jugend besitzen die Asteracanthiden nur zwei Fussreihen. Exemplare von Asteracanthion rubens wenigstens, etwas kleiner als das in Fig. 8 abgebildete, zeigten im gleichen Horizontalschnitt keine Spur einer Abweichung von der typischen Anordnung in zwei Reihen, so dass ich schwankte, ob ich in der That diese Species vor mir hätte, was sich indessen bei näherer Untersuchung als sicher herausstellte. Fig. 8 giebt für die Umbildung zur Vierreihigkeit den gewünschten Aufschluss. Die adoralen Füsschen stehen noch genau in zwei Reihen, die aboralen aber drängen sich zusammen und schieben sich bei der Raumbeengung zwischen oder nebeneinander, so dass darin der Uebergang zur Vierreihigkeit ersichtlich ist. Also Raumbeengung ist die Ursache zur Umbildung. Die Raumbeengung kann aber wohl nur darin liegen, dass die Rückenhaut in verhältnissmässig später Periode dem Längenwachsthume des Ambulacralsystems Widerstand leistet. Auch die Begründung des Widerstandes scheint mir leicht sich zu ergeben. Sie wird in der regelrechten Absonderung von Rückenplatten, welche diesem Genus eigen, zu suchen sein. Die Verkalkung dieser Platten kann leicht ihr Wachsthum einschränken; und eine so zufällige Bedingung, welche auf einen reichlicheren oder spärlicheren Kalkgehalt der Nahrungsmittel hinausläuft, ist wohl geeignet, die gelegentlichen Abweichungen zu erklären. Je grösser der Kalkgehalt, um so stärker der Wachsthumswiderstand. Wie aber das Thier, welchem Fig. 8 entnommen, den zwei- und vierreihigen Typus zugleich in sich vereinigt, jenen am Munde, diesen an den Armenden, so begreift man, wie durch erhöhte Kalkaufnahme das Armende die Tentakeln allmälig in sechs, ja in acht Reihen auseinanderdrängen kann.

Digitized by Google

Ich gehe über zu den Seeigeln. Verstärkte Knickung der Arme, bezw. der brachialen Wassergefässstämme, so behauptete ich, bedingt die Abweichungen ihres Characters von dem der Schlangensterne. Ich beschränke mich im Vergleich auf das Genus Echinus. Die Knickung der Arme muss sich, wie überall, im Umfange der Scheibe am bedeutendsten manifestiren, sie ist es, welche zunächst als eigentliche Scheibe das Gebiss, die Laterne des Aristoteles, in ihrer eigenthümlichen Gestaltung erzeugt. Meine Parallelen können allerdings nur nothdürftig sein, da mir kein thierisches Material zur Hand, da ich vielmehr auf Valentin's und Meyer's Angaben angewiesen bin. Aus deren Beschreibung, besonders der des ersteren Autors (VII), schliesse ich, dass die Knickung des brachialen Wassergefässstammes diesen nicht unmittelbar an seiner Ursprungsstelle aus dem Ringe ergreift, wie bei den Ophiuren, sondern ein wenig weiter nach aussen, dass sie aber ungleich beträchtlicher sein muss, als bei letzteren Thieren; dadurch kommt es, dass das Armwassergefäss nicht mit einem auf- (oder ab-) steigenden Theile anhebt, sondern mit einem kurzen horizontalen, welcher von dem Ringe bis zum Ende des Bügels (Valentin's Compas VII, p. 63) auf der Laterne verläuft. Diesem ersten folgt der lange absteigende Theil, vom Ende des Bügels bis unter Valentin's auricule, dem eigentlichen ersten Wirbel. Der weitere, längste Theil des Gefässstammes bis zum oberen Pole entspricht dem horizontalen der Ophiactis. Es könnte scheinen, als schlösse der erste horizontale Theil auf der Laterne einen wesentlichen Unterschied von der Ophiactis ein, zum mindesten eine Verschiebung der Knickung nach aussen. Dem ist wohl nicht so. Erinnern wir uns der Ursachen der Knickung, so lassen sie sich darstellen als eine nach unten wirkende Zugkraft. Indem diese bei den Ophiuren in einer Entfernung von einer oder zwei Wirbellängen vom Ringe an dem Wassergefässstamm anfasst, dreht sie den Anfangstheil des Gefässes aus der horizontalen Lage nach unten in die perpendiculäre, mit dem Gefässe aber zugleich den vorderen Theil der Wirbelsäule, daher die äussere Fläche der Mundeckstücke eigentlich der oberen der Wirbel entspricht. Die Ursache kann bei den Seeigeln als dieselbe angesehen werden, als eine Zugkraft, welche in einiger Entfernung vom Ringe das Wassergefäss nach unten zu ziehen sucht. Diesem Zuge tritt jedoch hier ein Widerstand entgegen, indem, offenbar wegen rascher Ueberhandnahme des Laternenwachsthums, der Anfangstheil der Wirbelsäule dem Zuge nicht folgt, sondern horizontal bleibt und damit den betreffenden Anfangstheil des Wassergefässstammes in gleicher Lage zurückbehält. In Folge dessen äussert sich die Zugkraft so, dass sie die Wirbelsäule an ihrem (der Kraft) Ansatzpuncte zerbricht, das dehnbare Wassergefäss aber in einen absteigenden Ast

Digitized by Google

nicht dreht und ablenkt, sondern verlängert und auszieht. Es entsteht durch diese Complication für den ersten Blick eine gewisse Schwierigkeit, welche sich indessen dem näheren Studium leicht auflöst und entwirrt. Ich werde am besten thun, zuerst die Homologien zu nennen: Der Bügel ist der Anfang der Wirbelsäule beim Echinus, ihre Fortsetzung ist das Ohr (auricule VALENTIN); diesem Bügel ist bei der Ophiactis die äussere senkrechte Hälfte zweier conjugirten Mundeckstücke (vereinigt gedacht) homolog. Während also bei der Ophiactis die Wirbelsäule sich von oben nach unten biegt und dann horizontal verlängert, bleibt sie beim Igel (wenn man die Schalenkrümmung vernachlässigt und den Arm sich horizontal gelegt denkt), durchweg horizontal, aber ihr Anfangsstück, der Bügel, liegt in einer höheren Ebene, als der übrige Theil; beide Theile sind nicht verbunden, die Säule ist unterbrochen. Vom brachialen Wassergefässe des Sternes ist der Anfang, der aufsteigende Theil, homolog dem horizontalen Anfange desselben beim Igel, soweit er auf der Laterne unter dem Bügel liegt, der horizontale dem unteren horizontalen des Igels, dem eigentlichen Ambulacralgefäss der Anatomie. Der aufsteigende Theil des Echinus, welcher die beiden horizontalen verbindet, hat vermuthlich gar kein eigentliches Homologon bei der Ophiactis, sondern entspricht der sehr verlängerten Uebergangsstelle des horizontalen und aufsteigenden Theiles bei dieser.

Da die Ursachen der Knickung kräftig genug sind, um die Wirbelsäule abzubrechen, so genügen sie auch, um den Scheibentheil zur Laterne umzubilden und die Arme heraufzubiegen und ihnen die Rückenhaut zu nehmen. Letzteren Punct berühre ich zunächst. Bei der Ophiactis wurde die Knickung der Wirbelsäule (oder des brachialen Wassergefässstammes) die Veranlassung zu einer Wachsthumsverlangsamung der brachialen Rückenhaut gegen die Säule, einer Verlangsamung, aus welcher ich die characteristische Form der Ophiurenwirbel herleitete (Cap. II, F). Die Verlangsamung war begründet in dem spitzen Winkel, welchen nach der Knickung das Armwassergefäss als der bestimmende Factor für das Armwachsthum mit der Rückenhaut bildete. Es zeigte sich, dass, je grösser der Winkel (z. B. in Fig. 11), um so grösser die Wachsthumsdifferenz zwischen Armrücken und -bauch. Wenn nun die Knickung energischer wird und damit der Winkel sich gleich anfangs sehr rasch erweitert, so wird das Wachsthum der Rückenhaut ebenso schnell auf Null reducirt werden, da nunmehr das Wassergefäss die Macht verliert, die Rückenhaut mit auszuziehen und zu verlängern. Der Widerstand, welcher so die nicht weiter verlängerte Rückenhaut dem horizontalen Vordringen der Gefässspitze entgegensetzt, kann nur dazu dienen, diese immer mehr nach oben umzubiegen und in die Richtung

Digitized by Google

überzuführen, welche das Gefäss im fertigen Seeigel verfolgt. Der kleine Apicalapparat des Echinus enthält so die Anlage zu der gesammten Scheiben- und Armrücken- (und -seiten-) haut der Ophiure und würde zu deren Umfange erweitert sein, wenn eine schwächere Armknickung den Wassergefässen den dehnenden Einfluss gelassen hätte.

Für die Umbildung der Laterne aus dem Kauapparate der Ophiuren ist ein weiteres Verhältniss zu Hülfe zu nehmen. Nachdem nämlich die Wirbelsäule durch die Armknickung unterbrochen und ihr Anfangsstück in eine höhere (innere) Ebene verlegt ist, als ihr weiterer Verlauf, so hat dieses fernerhin zur Folge, dass der so modificirte Kauapparat in seiner oberen Hälfte frei (nach innen wachsend) sich ausdehnen kann, unten jedoch von der sich zusammenziehenden Schalenöffnung an weiterer Verbreiterung gehindert wird. Daher die fünfseitig-pyramidale Gestalt der Laterne gegenüber dem prismatischen Kauapparate der Ophiuren. Diese Erweiterung der Basalfläche der Pyramide bringt auch alle noch nicht berührten Skelettheile aus ihrer Lage. Die erste Homologie, welche ich aufstellte, war die zwischen den senkrechten, äusseren Hälften der Mundeckstücke der Ophiure und dem horizontalen Bügel des Echinengebisses, als Anfangstheilen der beiden Wirbelsäulen. Ich vermuthe, dass mit dem Bügel unter diese Rubrik als Abgliederungsproduct das Schaltstück (la faux Valentin) hinzuzunehmen ist. Entfernt man die hier besprochene äussere Hälfte der Mundeckstücke von diesen, so bleiben am Ophiurengebiss die Zahnträger mit ihren äusseren Hautplatten übrig. Diese Zahnträger sind den Pyramiden der Seeigel homolog, so zwar, dass man die Homologien im einzelnen verfolgen kann. Der Kauzahn der Echinen wird zum Torus der Ophiure; die beiden inneren Hälften je zweier Mundeckstücke der letzteren, welche einen Zahnträger bilden, entsprechen den beiden inneren Seiten einer Pyramide, deren äussere Seite aber, welche annähernd senkrecht steht, wird bei den Ophiuren vertreten durch die horizontalen äusseren Deckplatten der Zahnträger, das os interradiale oris und die ossa tectoria angularium oris. Neu hinzu kommt bei den Echinen weiter nichts, als der Pyramidenbogen, arcus transversus pyramidum (VII, p. 64), eine Knochenspange, welche sich zwischen zwei benachbarten, nicht conjugirten Mundeckstücken als ein Auswuchs dieser herausgebildet hat. In dieser Weise participirt an der gewaltsamen Armknickung, welche die Wirbelsäule unterbricht, auch das äussere Integument, dessen äussere Verbindungsstelle zur Armbauchhaut in eine feine Membran ausgezogen wird, ähnlich der Verlängerung des brachialen Armwassergefässstammes an der geknickten Stelle.

Digitized by Google

Dem, welcher mit einer solchen Vergleichung des Kauskelets einverstanden ist, kann es nicht schwer fallen, auch die Kaumuskeln der Seeigel und Schlangensterne in Beziehung zu setzen. Am leichtesten gelingt das für VALENTIN's Muscles interpyramidaux und M. transverses (VII, p. 74). Die ersteren spannen sich aus zwischen den benachbarten Flächen zweier Pyramiden, sie können nichts anderes sein, als die Musculi radiales der Ophiactis, die ersten Ambulacralfurchenverengerer der Seesterne. VALENTIN's Muscles transverses erstrecken sich von Bügel zu Bügel, d. h. von Wirbelsäule zu Wirbelsäule, infolge dessen haben sie ihre Homologa in den Musc. interradiales aborales, welche wir auch bei den Seesternen wiederfanden (Fig. 8, *M. ab*). Schwieriger ist die Parallele für VALENTIN's beide übrigen Muskelpaare, die Muscles interarcaux und arcaux. Jene sollen von der Auricula zum Pyramidenbogen hinaufziehen, diese mehr horizontal ebenfalls vom Ohr zum Halbmonde der Pyramide, einem kleinen Knochenstückchen an der untern Hälfte der äusseren Fläche. Der Ursprung beider Muskeln, resp. ihre aborale Insertion, deutet darauf hin, dass sie zusammen aus einem Intervertebralmuskel hervorgegangen sein möchten. So scheint mir's in der That zu sein. Dann hätte der bei der Knickung sehr gedehnte Intervertebralmuskel sich getheilt und die adoralen Ansatzpuncte verschoben, den einen zur Seite nach aussen auf den Pyramidenbogen, den andern nach unten und aussen zum Halbmonde der Pyramide, wie ja auch bei der Ophiactis die beiden Intervertebralmuskeln des ersten Paares ein wenig divergiren. Von eigentlichen Zahnmuskeln hat uns VALENTIN nichts berichtet; vielleicht gelingt es erneuter Zergliederung, solche aufzudecken.

Ich habe versucht, in nachstehendem Schema (p. 514) die Muskulatur der Seesterne, Ophiuren und Echinen in eine übersichtliche Vergleichung zu bringen, es fehlen darin alle die Muskeln, welche nur einer Classe eigen sind, wie z. B. jene beiden oben für die Seesterne aufgestellten Gruppen.

Mangelnde Einzelkenntniss gestattet mir nicht, die Vergleichung im besonderen auch über die beiden noch fehlenden Classen der Stachelhäuter zu erstrecken, die Crinoiden und die Holothurien. Doch genügt die allgemeine Bekanntschaft mit dem Verlaufe ihrer brachialen Wassergefässstämme, um auch sie mit unter denselben Gesichtspunct der Classification zu bringen. Ich ging von der aus der regeneratorischen Entwickelung der Ophiactis gewonnenen Anschauung aus, dass das Wassergefässsystem für den Echinodermenleib in hervorragendem Maasse das bestimmende sei. Der Ring ist allen Classen gemeinsam. Die Arme bilden sich daraus nach einer sich sehr gleichbleibenden

Digitized by Google

## Vergleichende Uebersicht über die Skeletmuskulatur.

| | *A.* M. intervertebralis. | *B.* Ambulacralfurchen-verengerer. | *C.* M. interrad. aboralis. | *D.* M. interr. ador. inferior. | *E.* M. interr. ador. superior | *F.* M. spinales. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Seesterne | I II III IV . . . | I II III IV V . . . . | Vorhanden (Aeusserer Kranz von 5 Muskeln.) | Vorhanden. (Mit *B.* I innerer Kranz von 10 Muskeln.) | Nachweis fehlt noch. | Je nach Bedürfniss ausgebildet, ohne homologisirt werden zu können. Höchstens erlauben die spinales der Ophiuren und die Stachelmuskeln der Randplatten der Seesterne einen allgemeinen Vergleich. |
| Ophiuren mit 2 Paar Mundtentakeln | I II III IV | I; die übrigen fehlen. | Vorhanden. | Vorhanden. | Nachweis fehlt noch. | |
| | | (Aeusserer Kranz von 10 Muskeln.) | | (Innerer Kranz von 5 Muskeln.) | | |
| Ophiactis | I III IV V | I II (M. radialis sup. et inf.); die übrigen fehlen. | Vorhanden. | Vorhanden. | Je 2 Muskeln für die oberen Zähne. | |
| | | (Aeusserer Kranz von 18 Muskeln.) | | (Innerer Kranz von 6 Muskeln.) | | |
| Echinus | Muscle interarcal et arcal Val.; die übrigen fehlen. | Muscle interpyramidal Val.; die übrigen fehlen. | Muscle transverse Val. | Nachweis fehlt noch. | Fehlt. | |

Digitized by Google

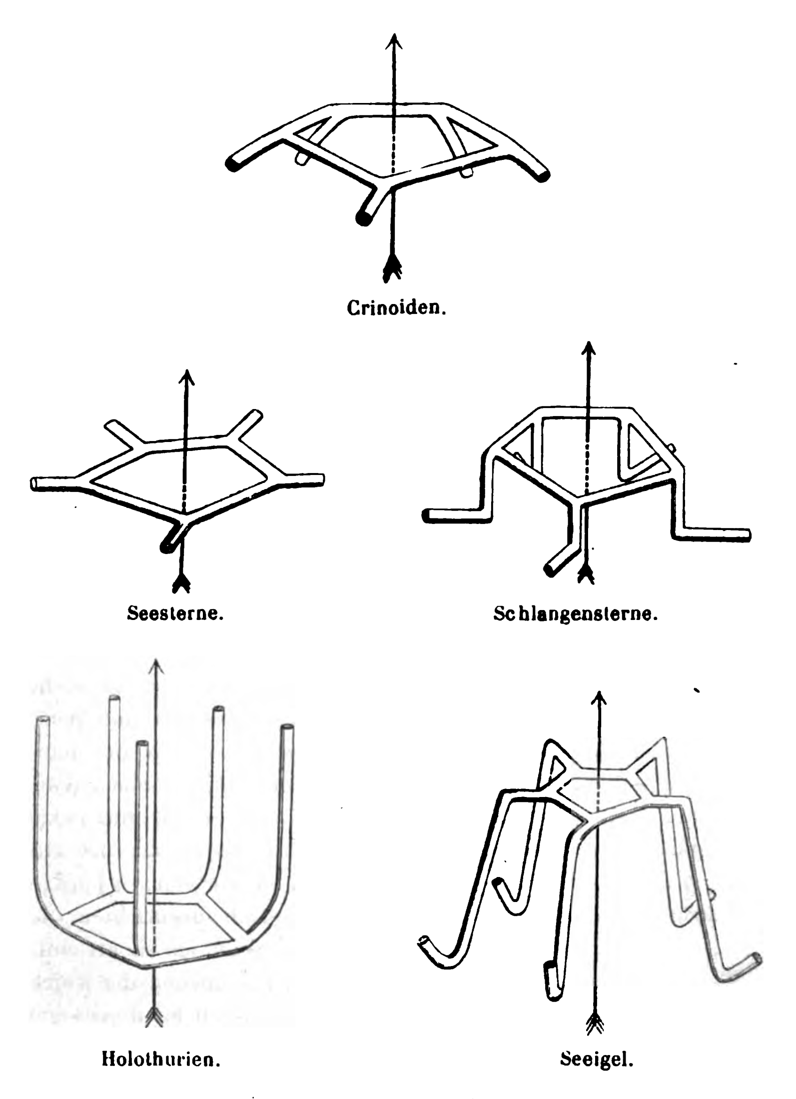
Formel. Diese Gleichmässigkeit aber im weiteren Verlaufe verlegt das Hauptgewicht auf die specifische Bildung des Anfangstheiles der Stämme. Die wesentlichen Aenderungen konnten bei der Ophiactis in einem doppelten Richtungswechsel gefunden werden. Erst sah das brachiale Wassergefäss, kaum ausgestülpt, horizontal nach innen; von dieser Lage suchte es durch eine Pendelschwingung in die entgegengesetzte umzuschlagen, horizontal nach aussen; bevor es diese erreichte, wurde es wieder zurückgeführt durch die Armknickung in die nach unten perpendiculäre. Das letztere Moment fiel weg bei den Seesternen, für welche in der That die Streckung horizontal nach aussen das Endziel ist; es wurde verstärkt bei den Seeigeln, mit gesteigerter Armknickung. Man kann hier die Ophiuren mit zwei Paar Mundtentakeln als eine Uebergangsform ansehen von den eigentlichen Ophiuren mit einem Paar zu den Seeigeln, doch ist die Knickung noch nicht mächtig genug, um eine Unterbrechung, ein Durchreissen der Wirbelsäule, zu bewirken. In der Aneinanderreihung von Seesternen, Ophiuren und Seeigeln ist noch kein Anhaltspunct gegeben, von welcher Gruppe man auszugehen habe, um zu den anderen zu gelangen; man kann von den Seesternen ebensogut beginnen, indem man die Knickung allmälig auftreten lässt, wie von den Seeigeln, mit Abnahme der Knickung, ebensogut aber auch von den Ophiuren, woraus man durch Abnahme einerseits die Seesterne, andererseits die Seeigel herleitet. Der letztere Fall scheint mir zu einer Uebersicht sich am meisten zu empfehlen, wegen der Aehnlichkeit zwischen Ophiuren und Crinoiden[1]). Bei den Crinoiden erfährt das brachiale Wassergefäss nur einen Richtungswechsel, und auch den nur unvollständig; es geht von der inneren Lage in die äussere horizontale über, ohne diese zu erreichen; dass es sie nicht erreicht, liegt aber nicht an einer Knickung, also einem zweiten Wechsel, sondern an einem Mangel an Tendenz beim ersten. Wenn man ein Crinoid mit dem Mund nach unten stellt, dem sonstigen Stachelhäuterhabitus gemäss, so sehen die Armwassergefässe, so viel mir bekannt, einfach nach unten und aussen, ohne sich (von physiologischer Thätigkeit der Arme abgesehen) weiter nach aussen zu strecken; es fehlt ihnen das Bestreben, in die äussere horizontale Lage sich auszurichten. Es ist mithin, denke ich, die natürlichste Annahme, wenn ich sie als einfachsten Typus betrachte, an welchen sich durch Einführung der Knickung die Ophiuren anschliessen. Für eine solche Classification tritt gewiss

1) Ich verweise auch auf die übereinstimmende Gestalt der Tentakeln und ihrer Functionen in beiden Classen. Bei beiden scheinen sie mit der Locomotion noch nichts zu thun zu haben, zu der sie vielmehr erst bei den Echinen und Seesternen befähigt werden.



Digitized by Google

auch die sonstige Uebereinstimmung zwischen beiden Classen ein, Aehnlichkeit des Magens, geringe Armcomplication, Neigung der Haut, radial gestellte Tafeln abzusondern. Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass bei den Crinoiden durch die Richtung ihrer Wassergefässe bereits auf irgend welche Weise der Widerstand mit bedingt ist, welcher die Dichotomie der Arme hervorruft.




Knüpfen wir so an die Crinoiden als die einfachsten Stachelhäuter die Ophiuren an, so divergirt die Reihe von diesen aus in zwei Richtun-

Digitized by Google

gen, durch verstärkte Armknickung zu den Seeigeln, durch aufgehobene zu den Seesternen. Das Bestreben der Arme, in die äussere horizontale Lage überzugehen, welches die letzteren characterisirt, erreicht seinen Höhepunct bei den Holothurien, welche also den Seesternen anzufügen sind. Ein vermuthlich nicht passiver, wie bei den Seeigeln, sondern activer Widerstand der Rückenhaut gegen Verlängerung wird hier die Arme aus der horizontalen Streckung nach aussen in die weitere Umbiegung nach oben und aussen überführen. Der Anfangstheil ihrer Wassergefässstämme deutet kein Moment an, welches bei ihrer Bildung eine Knickung vermuthen liesse. Die Weiterführung aber der Ophiuren durch die Seesterne zu den Holothurien wird unterstützt durch die kleinen, blinddarmförmigen Anhänge des Rectums, welche bei den Seesternen auftreten, und welche sich bei den Holothurien zu den mächtigen Cuvier'schen Organen entwickeln. Wenn Seeigel und Holothurien durch ihre massige Körperform und den gleichen Verlauf ihrer längsten Armtheile sehr nahe verwandt erscheinen, so stellen sie in Wahrheit die gerade entgegengesetzten Pole einer Reihe vor, da bei den einen die Armknickung am bedeutendsten, bei den anderen vollständig verschwunden ist.

## Resultate.

Da es weniger im Plane der vorliegenden Arbeit lag, etwa blos einige Lücken unserer Kenntnisse der Ophiuren auszufüllen, als vielmehr alle Besonderheiten der Ophiactis in doppelter Hinsicht, in Bezug auf Anatomie und Regeneration, in möglichst gleichmässiger Darstellung zur Anschauung zu bringen, so dürfte es sich kaum sehr empfehlen, jetzt nochmals das wichtigere einzeln hervorzuheben und dem geschlossenen Zusammenhange zu entreissen. Gleichwohl gestatte ich mir, bestimmte Puncte hier zusammenzudrängen, um die Unterscheidung des beachtenswertheren von dem, was mehr die Vollständigkeit allein erheischte, zu erleichtern.

Erster Theil und Nachtrag (Bd. XXVII, p. 417—485, 555—560). Der Canal zwischen den Armbauchplatten und dem Nervenbande, welchen Greeff entdeckt haben wollte, muss gestrichen werden. Mit seiner Existenz wird zugleich die Ableitung der Ophiuren und Holothurien aus den Asterien durch Ueberbrückung der Ambulacralrinne mittels der überwuchernden Adambulacralplatten hinfällig.

Der Wassergefässring nimmt auf: 6 Poli'sche Blasen (in Ausnahmefällen bei regenerirten Thieren mehr), 1—6 Steincanäle, in jedem Interradius etwa 10 lange cylindrische Schläuche, welche die Leibeshöhle

durchsetzen, die Homologa ähnlicher Schläuche eines philippinischen Pteraster und der Schläuche in den braunen Körperchen der Seesterne, die Gefässe für die beiden ersten (Mund-) Tentakeln, welche in eigenthümlichem Verlaufe die Mundeckstücke durchbohren, und endlich die 6 Ambulacralcanäle. An diesen ist zu unterscheiden der kurze senkrechte Anfangstheil (zwischen je 2 Mundeckstücken), und der lange horizontale, welcher in den unpaaren endständigen Tentakel mündet. In jedem Gliede entspringen aus dem horizontalen Theile oben mit gemeinsamer Wurzel zwei Tentakelgefässe, welche je eine ziemlich lange Schleife im Wirbelkörper bilden und dann zu den Tentakeln treten. Zwischen je zwei Tentakelursprüngen ist in der sonst muskellosen Wand des horizontalen Theiles des Ambulacralstammes ein Sphincter eingelagert, das Analogon eines Ambulacralampullenpaares eines Seesternes. Die Steincanäle sind nicht aus Poli'schen Blasen hervorgegangen, sondern sie sind enge Röhren mit constantem Lumen, wie bei den Seesternen, und stecken mit einer Poli'schen Blase und dem dünnwandigen Herzschlauche in einer gemeinsamen Mesenterialumhüllung. Der Steincanal mündet mit dem Herzschlauche mit gemeinsamer Oeffnung in die vielkammerige Madreporenplatte, welche an der entgegengesetzten Seite durch einen Porus Seewasser eintreten lässt. Der oder die Herzschläuche münden oben in den Blutgefässring, und von diesem gehen Gefässe in die Arme aus, deren ich, wie bei den Seesternen, ein mittleres und zwei seitliche mit sehr zarten Wänden unterscheiden zu müssen glaubte.

Das Nervensystem besteht aus dem Nervenring und 6 Armnervenstämmen. Die letzteren zerfallen in den schräg aufsteigenden Anfangs- und den langen horizontalen Theil. Jener wird von dem senkrechten Anfangstheile des brachialen Wassergefässes getrennt durch die beiden Bauchfurchenverengerer zwischen den Mundeckstücken, dieses schmiegt sich dem gleichnamigen Wassergefässtheile durchweg dicht an. Die Armnervenstämme haben folgende Structur: zu unterst und äusserst liegt jederseits in jedem Armgliede ein Ganglion, welches nach vorn die Muskeln, nach hinten die Tentakeln versorgt; die beiden Ganglien eines jeden Gliedes sind durch Querbrücken verbunden. Jedes Ganglion sendet ein Nervenfädchen ab nach dem Munde zu; so entstehen zwei mediale Commissuren, welche die Hauptthätigkeit des Armes, die seitliche Verbiegung, regeln; zu ihnen gesellt sich eine dritte, unpaare, mittlere, um das bilaterale System zu einer Einheit zu verbinden. Dieses Schema des Nervenbaues wird mit Hülfe von Semper's und Lange's Darstellungen und einer Zeichnung Hoffmann's auch bei den Holothurien, Seesternen und Echinen wiedergefunden.

Digitized by Google

Als Sinnesapparate scheinen nur die Tentakeln zu fungiren. Sie sind besonders dazu befähigt, durch den papillenartigen Zerfall ihres äusseren Epithels, welches je einen Endknopf und eine Anzahl Ringe von Tastpapillen bildet.

Zweiter Theil. Findet bei einem Seestern der Verlust eines Armes statt, so ändert die zunächst eintretende Vernarbung, die Einleitung der Regeneration, wesentlich ab nach der Grösse des Scheibenhautdefects. Kleinere Defecte werden durch Zusammenbiegen und Ueberwuchern der Haut, grössere durch dünne Platten von fibrillärem Bindegewebe ersetzt. Wichtig ist dabei der Umfang der Verschmelzung der Scheibenrückenhaut mit der Magenwand, da sie die Leberneubildung ursächlich bedingt. Je enger die Verschmelzung, um so früher erhalten die jungen Arme ihre Lebern, welche andererseits recht lange völlig unterdrückt werden können. Interessant ist die Vergleichung eines regenerirten Armes mit einem gleich grossen originalen eines jungen Thieres. Da der letztere vielmehr an den Lebensthätigkeiten des ganzen Organismus sich betheiligen muss, als der regenerirte, so entspringt aus dieser physiologischen Differenz eine entsprechende gewebliche, und die Plattenanordnung, die Ausbildung der Pedicellarien und Hautkiemen (welche beiden Organe in soliden Gewebszapfen einen gleichen Ursprung haben), der Skelet-, Füsschen- und Ampullenmuskulatur bleibt bei der Regeneration in ihrer Beziehung zur morphologischen Entwickelung weit zurück hinter dem ursprünglichen Arme.

Die sechsarmige Ophiactis wird bei der Theilung fast durchweg in 2 dreiarmige Hälften zerlegt. Dabei ist kein Organ ausfindig zu machen, welches nach einem bestimmten Gesetze sich schiede; vielmehr werden alle in der Theilungslinie mehr oder weniger unregelmässig und willkürlich zerrissen. Jede der freigewordenen Hälften rundet sich alsbald zum Individuum ab, hauptsächlich durch die Bildung eines Mundes. Sie wird erreicht durch Verklebung und Zusammenbiegung aller Wundränder, Auseinanderspreitzen der Arme und die Bildung zweier seitlichen Lippenmuskeln. Der Anstoss, welcher ein solches bilaterales Thier zwingt, durch Neubildung wieder in den radiären Typus zurückzuschlagen, geht vom Wassergefässsystem aus. Jede Bewegung in irgend einem Theilchen dieses so mannigfach verzweigten und an inneren Kräften so reichen Systemes bewirkt einen Stoss gegen die blindgeschlossenen, verklebten Enden des Gefässringes, diese werden allmälig durchbrochen, und der Effect ist ein massenhaftes Ausströmen von Lymphe unter die Verschmelzungsstelle von Magen und Rückenhaut. Die ersten Lymphmassen gerinnen sofort in dem inadäquaten Raume, die nächsten schon weniger, endlich geht die Flüssigkeit ungehindert hindurch, und

der Wassergefässring hat einen Schliessungsbogen bekommen. Die geronnenen Lymphzellen erhalten Kerne, vermehren sich und stellen das gesammte Material vor, aus dem die neue Körperhälfte geformt wird. Nach innen von dem Wassergefässschliessungsbogen entsteht gleichzeitig ein Nervenschliessungsbogen, indem die betreffende Schicht des jungen Bildungsgewebes allmälig (ohne scharfe Abgrenzung gegen die Nachbarzellen) in Nervengewebe übergeführt wird. Oberhalb der beiden Schliessungsbögen buchtet sich (durch Stösse aus den Armen her) die Leibeshöhle aus und dringt während der ganzen Entwickelung Schritt vor Schritt in das junge Gewebe, später auch in die jungen Arme, ein. Da sich dabei das junge Bildungsgewebe nach unten auszudehnen sucht, so schiebt es sich unter dem Nervenbogen weg nach dem Munde zu und lagert sich hier als eine breite Falte innen vom Bogen. Das formbestimmende bleiben die Ströme in den Wassergefässen. Da sie aus dem alten Ringtheile in den Bogen tangential eindringen, so müssen sie diesen spannen und doppelt einknicken, die eingeknickten Stellen werden nach aussen ausgestülpt als zwei junge Poli'sche Blasen. Diese stülpen durch Gegenströme die Ringwand nicht nur zwischen sich, also in der Medianlinie, sondern auch als Gegenwirkung zu den Strömen aus dem alten Ringtheile zu beiden Seiten nach innen, nach dem Munde zu aus; so entstehen gleichzeitig die drei jungen Arme. Anfangs in den Mund hinein gerichtet, treffen sie auf den elastischen Nervenbogen. Dieser zwingt sie nach unten abzubiegen. Dabei nehmen sie, resp. die jungen brachialen Wassergefässstämme, eine Nervenkappe und weiter einen Ueberzug von indifferentem Bildungsgewebe über sich mit. Bei der Drehung nach unten theilen sie die innere Bildungsgewebsfalte in 2—4 allmälig völlig gesonderte Glieder, die Zahnträger; jeder der beiden lateralen Arme durchschneidet ausserdem einen Lippenmuskel und theilt ihn in 2 Musculi interradiales aborales. Sobald die jungen Arme bei der Drehung nach unten die perpendiculäre Lage durchschritten haben, unterliegen sie nicht mehr der geringen Gegenwirkung zwischen den alten Strömen und den Poli'chen Blasen, sondern allein der viel stärkeren Kraft, welche die fortwährend erzeugten alten Ströme ausüben; sie werden schnell verlängert, ihre Ansatzpuncte nach aussen getrieben, der Wassergefässring sechs- statt fünfeckig (bisher bildeten 2 Poli'sche Blasen 2 Ecken). Da die beiden seitlichen Arme den Stössen aus der alten Hälfte zunächst liegen und sie zum grossen Theil auffangen, so übertreffen sie bald lange Zeit an Länge und Ausbildung den mittleren, vor dem sie auch äusserlich sichtbar werden. Wenn die Arme sich über die Scheibe hinaus verlängern, ziehen sie auch noch oberhalb eine Rückenplatte mit aus. Sie sehen jetzt schräg nach aussen und unten,

Digitized by Google

während die Spitze wiederum ein wenig nach oben gekrümmt ist, infolge des Widerstandes und langsamen Wachsthumes der Rückenhaut; sie bestehen, einem Seesternarme ähnlich, aus den Wassergefässstämmen, welchen vorn eine Nervenkappe, das Ende des Nervenbandes, aufsitzt, aus einem Bildungsgewebscylinder, der vorn und rings geschlossen ist und Wassergefäss und Nervenband gleichmässig umhüllt, und aus einer Rückenhaut, welche vom unteren Cylinder durch einen breiten Mesenterialraum getrennt ist. Die Weiterbildung hat ihren Grund in dem centrifugalen Streben des Wassergefässes. Es äussert sich sowohl am Anfangspuncte als an der Spitze, am Anfangspuncte durch bogenförmige Erweiterung des betreffenden Wassergefässbogenabschnittes: der dadurch entstandene Zwischenraum zwischen Wassergefäss und Nervenband wird ausgefüllt durch Bildungsgewebe, das Material für die Bauchfurchenverengerer, — an der Spitze hat der Stoss im Wassergefässe die Verlängerung des ganzen Armes zu leisten. Dabei wird das Bildungsgewebe der vorliegenden Haube zusammengedrückt und erhöht den Widerstand. Dieser hindert das Vordringen des Wassergefässes und führt daher zur seitlichen Hervortreibung des ersten Tentakelpaares. Während der Ausstülpungspause wird der Druck im Bildungsgewebe wieder ausgeglichen, neue Verlängerung kann stattfinden, bis erneuter Druck ein zweites Tentakelpaar hervorruft und so fort. Während der Pause wächst aber das Nervenband weiter, es verdickt sich knopfförmig, und es entsteht eine perlschnurartige Ganglienkette, deren Ganglien getrennt werden durch Scheidewände vom untern Bildungsgewebe (den künftigen Bauchplatten) her. Jeder Tentakel stülpt seitlich einen Stachel aus, und wenn dieser durch Verdickung des ganzen Armes ihm entzogen wird, einen zweiten, dritten, vierten unter dem ersten. — Die Ueberführung dieses indifferenten Armes in den specifischen Ophiactisarm hat ihre Ursache in der bedeutend höheren Lage der unteren Ebene der jungen Körperhälfte gegen die der alten. Sie wird allmälig in diese herabgedrückt, wobei der Wassergefässring infolge der in ihm thätigen, bestimmenden Ströme fest bleibt. Es folgt daraus namentlich Herabbiegung, Knickung des brachialen Wassergefässes, sowie Verengerung des brachialen Mesenterialraumes. Jene bewirkt: Berührung des Arm-Wassergefässes und -Nervenbandes vom zweiten Wirbel an, welche von hier an das Material der Bauchfurchenverengerer wieder verdrängt, Aufrichtung der Zahnträger und Mundtentakeln, Ausweitung des jungen Scheibentheiles, — diese: Berührung und Verschmelzung der Armrückenhaut mit dem unteren Cylinder über den Tentakelursprüngen. Wachsthumsverdickung des Armes lässt die Verschmelzungsstelle nach oben emporziehen, langsameres Wachsthum der Rückenhaut gegen den Cylinder

Digitized by Google

(mit dem treibenden Wassergefässe) lässt die dorsalen Verschmelzungspuncte dem Munde näher rücken und bringt die Schleifen der Tentakelgefässe hervor. Damit ist die junge Körperhälfte zur Höhe der alten hinaufgeführt — bis auf die Histologie. Mit dieser verhält es sich so: sämmtliche Hohlräume sind ursprünglich von einem schönen kubischen, ja cylindrischen Epithel ausgekleidet. — Im indifferenten Bildungsgewebe schlägt sich überall da, wo es nicht beeinträchtigt wird, das bekannte Kalknetzwerk nieder; erleidet es aber einen Druck, so folgt in der Umgebung ein stärkerer Kalkniederschlag (Gelenkbildung), und das gedrückte degenerirt zu fibrillärem Bindegewebe, welches auch alle Schwundstellen zuvor aufbaut. — Zug und Streckung scheint die Bildungsgewebszellen in (Stamm-) Muskelfasern umzuformen, und es lässt sich ein wechselseitiges Verhältniss zwischen Muskel- und Gelenkbildung oder Armgliederung nicht verkennen. Die Stachelmuskeln scheinen zum Theil durch äusseren Zug zu entstehen (Accommodation). — Die Tentakelmuskelfasern gehen nicht aus Zellen, sondern aus der homogenen Membran, zwischen den beiden Epithellagen der jungen Tentakeln hervor, welche Membran gleich nach dem Durchbruche des Tentakels ins Seewasser sich in Muskelfasern auflöst. Der Anfangstheil des jungen Tentakels wird zum Wassergefässe, der Endtheil durch Muskel- und Epithelumbildung zum Tentakel. Der erste Zwischenwirbelmuskel entspricht nicht dem ersten der Seesterne, sondern er bemächtigt sich, bei der Armknickung emporgehoben, auch des Materiales für den zweiten. Die Mundeckstücke sind nach der Gliederung so zu deuten, dass ihre äussere Hälfte je zwei hinter einander liegenden Wirbelhälften homolog ist, ihre innere (Zahnträger) aber als eigenartiger Bestandtheil hinzukommt. — Die Wiederholung der Theilung lässt sich folgern aus dem Verhalten des Steincanales und der Rückenhaut. Die Vermehrung des Steincanales auf zwei weist auf mindestens eine, die auf sechs aber, die auch beobachtet wurde, auf mindestens drei vorhergegangene Theilungen hin. An der Rückenhaut kann man im Schnitt frühere Theilungslinien entdecken. Die Ursache der Theilung liegt bei den schizogonischen Ophiuren und Asterien vermuthlich in der gleichmässigen Ausbildung der beiden embryonalen Peritonealsäcke, welche gerade für diese in der Literatur als Ausnahmefall constatirt worden ist.

Die regeneratorische Entwickelung giebt Grund zu folgenden Vergleichungen mit anderen Echinodermen: Die Ambulacralrinne der Seesterne wird bedingt durch die Verdünnung der Bauchplatten, sowohl in Beziehung auf die Verschmelzung der Ganglien (wie beim aufsteigenden Nerventheile der Ophiactis) als in Hinsicht auf den Querschnitt. Das Hauptgewicht fällt aber dem Anfangstheil des brachialen Wasser-

Digitized by Google

gefässes zu; diesem fehlt bei den Seesternen die Knickung, und deren Fehlen schafft Raum für die Lebern durch Verhinderung der Verschmelzung zwischen Armrücken und -bauch, bedingt dadurch die abweichende Gliederung der Rückenhaut, die Weiterführung der Reihe der Ambulacralfurchenverengerer; sie verschiebt aber die sämmtlichen Homologien zwischen den Armwirbeln und -muskeln der See- und Schlangensterne (s. die Muskeltafel). Die Seeigel können aus den Ophiuren abgeleitet werden durch verstärkte Armknickung; die Laterne jener wird dann den Mundeckstücken und Zahnträgern dieser homolog, bis in alle Einzelheiten der Knochen und Muskeln; nicht weniger folgt die ganze Körperform aus der verstärkten Knickung. Alle Echinodermen lassen sich nach diesem Principe in eine Reihe ordnen: am einfachsten sind die Crinoiden, deren Armwassergefässe nach unten und aussen schauen; von da geht es einerseits zu den Seesternen mit horizontalen und zu den Holothurien mit aufwärts gebogenen Armwassergefässstämmen, andererseits zu den Ophiuren mit mässiger und zu den Seeigeln mit verstärkter Armknickung.

Man kann die Reihe demnach so ausdrücken, wie die Holzschnitte sie andeuten. Bei den Crinoiden biegen sich die Armwassergefässe aus der inneren Lage in die äussere, schräg nach unten gerichtete um; bei den Ophiuren verstärkt sich die Umbiegung zu einer Tendenz, in die äussere horizontale Richtung überzugehen; sie wird an ihrer völligen Verwirklichung durch eine mässige Armknickung verhindert; die verstärkte Knickung liefert die Seeigel. Durch Verwirklichung des Strebens der Wassergefässe, in die äussere Lage überzugehen, knüpft an die Crinoiden eine zweite Reihe an, welche die Seesterne erzeugt und in den Holothurien ihren Gipfelpunct erreicht.

Naumburg a. S., 25. November 1876.

Digitized by Google

## Citirte Schriften.

I. Götte. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. p. 583—648.

II. Greeff. Ueber den Bau der Echinodermen. 3. Mittheilung. Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesammt. Naturw. zu Marburg. Nov. und Dec. 1872. Nr. 11.

III. Kowalewsky. Sitzungsber. d. zoolog. Abtheil. der dritten Versamml. russischer Naturforscher in Kiew. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872. p. 283.

IV. Wichard Lange. Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Asterien und Ophiuren. Morpholog. Jahrbuch II. Leipzig 1876. p. 241—286.

V. M. Chr. Lütken. Description de quelques Ophiurides nouveaux ou peu connus avec quelques remarques sur la division spontanée chez les Rayonnés. Aftryk af Oversigt over d. K. D. V. Selsk. Forhandl. O. S. V. Nr 2. Kjöbenhavn 1872.

VI. W. Thomson. On the embryogenie of Antedon rosaceus. Phil. Transactions. 1864. II.

VII. G. Valentin. Anatomie du Genre Echinus, aus Agassiz, Anatomie des Echinides. Neuchatel 1839—42.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXII—XXV.

In Betreff der gemeinschaftlichen Bezeichnungen gilt dasselbe, was in Th. I (p. 481—488) angegeben wurde.

Fig. 1.
Fig. 2. } Die Scheibenrückenhaut einer Ophiactis virens, welche sich in einem frühen Stadium der Regeneration befand, in Verticalschnitten. *A* die Stelle früherer Theilungen (vermuthlich wenigstens mehrerer), *B* die der vorletzten, *C* die der letzten Theilungslinie.

Asteracanthion rubens.

Fig. 3. $^1/_1$. Grosses reguläres (fünfarmiges) Exemplar, welchem zwei Arme am Grunde abgerissen sind. Man erblickt die Bruchfläche des einen.

Asteracanthion tenuispinus.

Fig. 4. $^1/_1$. Ein ähnliches Exemplar, welchem ein Arm am Grunde abgerissen ist, doch so, dass die Verwundung einen bedeutenden Defect der Scheibenrückenhaut setzte; dieser Defect ist durch eine dünne, glatte Platte von fibrillärem Bindegewebe ergänzt. Unter ihr schaut der Magen frei hervor; von oben.

Asteracanthion rubens.

Fig. 5. $^1/_1$. Ein ähnliches Exemplar, welchem ein Arm am Grunde abgerissen wurde. Die Scheibenrückenhaut ist abgetragen. Man erblickt von oben die

Digitized by Google

Anhänge des Mastdarmes, die fünf Leberausführgänge, Herz und Steincanal. Der Lebergang des entfernten Armes haftet an der Haut und giebt dadurch die Bedingungen zur Regeneration der amputirten Leber.

Fig. 6. II. Verticalschnitt durch eine regenerirte Armspitze; er kreuzt die Achse unter spitzem Winkel. Die alte Haut ist nur oben, vorgewölbt, sichtbar, kenntlich am Fehlen der Kerne in den Maschen der Kalknetze, sowie an geringerer Carminaufnahme. Auf dem Rücken ist links eine Pedicellarie angelegt, rechts Hautkiemen. Unten sieht man Ambulacralampullen, Saugfüsschen, Wirbel und einen Theil des brachialen Wassergefäss- und Nervenstammes.

Fig. 7. IV. Alte Pedicellarie. Im Innern ein Stiel aus fibrillärem Bindegewebe, welcher sich becherförmig erweitert, im Becher ein unpaarer und vier paarige Muskeln.

Fig. 8. II. Junges Exemplar von 0,5 Cm. Gesammtdurchmesser, regelmässig fünfarmig, mit je sechzehn Fusspaaren in den Armen. Horizontalschnitt durch einen Arm. Die Tentakeln sind im Anfange in zwei Reihen geordnet, gegen das Ende aber werden sie in vier auseinander gedrängt. *M. tr* Transversalmuskeln, bei den Ophiuren durch seitliche Wirbelbänder vertreten; *M. l* Lateralmuskel, den Ophiuren fehlend; *V. br* brachialer Wassergefässstamm. *R* braune Körperchen am Gefässringe.

Fig. 9. II. Horizontalschnitt durch den Interradius mit Herz und Steincanal. Aus demselben Thiere

Fig. 10. II. Horizontalschnitt durch einen anderen Interradius desselben.

Ophiactis virens.

Fig. 11. IV. Seitlicher, verticaler Längsschnitt durch einen in der Regeneration begriffenen jungen Arm. *Sg. br* brachiale Blutbahn. *Ds* Scheidewände zwischen den Ganglien, von der Bauchhaut des Armes gebildet.

Fig. 12. IV. Horizontalschnitt durch einen zur Hälfte regenerirten Zahnträger. Der interradiale aborale Muskel ist zwar neu gebildet, doch sind von dem alten noch Fasern vorhanden, welche bei der Theilung sich an das alte Mundeckstück (links) angelegt haben und mit ihm verklebt sind.

Fig. 13. VI. Verticaler seitlicher Längsschnitt durch einen jungen Arm, mit einer Verbindungsstelle zwischen Wirbeln und Rückenhaut. Obere Hälfte (bis zur Nervenblutbahn). In der Verbindung stabförmige Lücken, vom Kalke herrührend.

Fig. 14. V. Eine Serie von Horizontalschnitten aus demselben Thiere, welchem Fig. 14 und 15 in Th. I (Taf. XXXII) entnommen waren. Fig. 14 in Th. I bildet den untersten Schnitt, ihm folgt *A* etc., nach *F* kommt als oberster Fig. 15. *A—E* enthalten den ganzen Schnitt, soweit er die junge Körperhälfte umfasst; in *F* ist die Scheibenhaut weggelassen, weil sie der in *E* sehr gleichen, ja der Haut der alten Hälfte noch mehr im Habitus sich anschliessen würde. — *M. lb* Musc. labialis (jeder gleichzeitig die Anlage zu zwei Musc. interr. abor.). *N. br* Anlagen der brachialen Nervenbänder, *V. br* die der brachialen Wassergefässstämme. *Fs* die Spalte, welche die innere Hautfalte (aus der die Zahnträger hervorgehen) von dem Nervenschliessungsbogen und den brachialen Nervenstämmen trennt. *Pl* Haufen geronnener Lymphzellen. Sie sind um so jünger, je heller (in den Präparaten je gelber) und je mehr die Zellen ihre isolirte Form wahren; ihnen folgen an Alter die dunklen Klumpen, in denen die Umbildung zu indifferentem Bildungsgewebe energischer vor sich geht; die ältesten sind wieder heller und gleichen mehr und mehr diesem Bildungsgewebe, welches in den Präparaten namentlich durch rothe Kerne von den gelben Lymphzellen sich unterscheidet.

Digitized by Google

Fig. 15. *A* IV. *B* IV. *C* V. Horizontalschnitte durch eine regenerirte Körperhälfte, *A* der tiefste, *C* der höchste, durch die Gefässschliessungsbögen. Die beiden rechten Armwassergefässe sind am Ursprunge vereinigt. Z Zahnträger. *b* (u. *c*) stäbchenförmige Lücken wie in Fig. 13.

Fig. 16. Horizontalschnitt durch den Wassergefässschliessungsbogen einer regenerirten Körperhälfte, etwa von dem Alter der in der vorigen Figur. Bogenförmige Ausschnitte des Schliessungsbogens.

Fig. 17. II. Ebensolcher Schnitt durch eine ebenso alte neue Körperhälfte.

Fig. 18. V. Verticaler Längsschnitt durch einen jungen Arm, kreuzt die Längsachse unter spitzem Winkel und geht durch eine Seitenplatte.

Fig. 19. V. Verticale Längsschnitte durch einen jungen Arm, *A* mehr median, *B* mehr seitlich, mit der Anlage des eigentlichen, ersten Intervertebralmuskels. *V. br* brachialer Wassergefässstamm. *Sg. br* brachiale Blutbahn. *N. br* brachiales Nervenband. *Ds* Scheidewände zwischen den Ganglien, von der Bauchhaut der Arme gebildet. *ii* Rückenhaut.

---

Digitized by Google

# Ueber Bau und Entwickelung des Stachels der Ameisen.

Von

Dr. H. Dewitz,
Custos am zoolog. Museum zu Berlin.

Mit Tafel XXVI.

Noch immer ist der Bau des verkümmerten Stachels unserer grossen Waldameise (Formica rufa), soviel mir bekannt, nicht zur Genüge untersucht und beschrieben worden, was mich zu nachstehenden Beobachtungen veranlasste. Es hat dieses wohl seinen Grund in der Kleinheit des Thieres, an dem man es obendrein nicht mit einem ausgebildeten, sondern mit einem gänzlich rudimentären Organe zu thun hat. Weit leichter kann man den Stechapparat der bedeutend kleineren Myrmica beobachten, da er ein viel entwickelteres Organ vorstellt, und seine Theile grösser sind, als die entsprechenden bei Formica. Dazu kommt nun noch, dass einige Theile des Formicidenstachels weich und häutig bleiben, während sie bei den übrigen Aculeaten gebräunt sind. Ebensowenig ist dieser rudimentäre Stechapparat in allen seinen Stücken richtig gedeutet, wozu nicht allein die genaueste anatomische Zergliederung desselben, sondern auch Beobachtungen über seine Entwickelung erforderlich sind.

Der rudimentäre Stachel der Waldameise ist eigentlich weiter nichts, als ein Stützapparat für die Ausmündung der Giftblase. In demselben Maasse, wie er verkümmert ist, sehen wir diese entwickelt und ausgebildet; es ist dieses ja auch leicht erklärlich, denn während die meisten mit einem Giftapparate ausgerüsteten Hymenopteren durch ihren spitzen Stachel verwunden und den Giftstoff so ins Blut überführen, kann die Waldameise dieses nicht, sie hat keinen spitzen Stachel, sondern bringt das Gift ihren Feinden meistens nur äusserlich bei. Daher muss sie mehr Gift produciren, soll die Wirkung nur eine annähernd gleiche der der meisten übrigen stacheltragenden Hymenopteren sein und ihre

Digitized by Google

Giftdrüse und Blase bedeutend grössere Dimensionen besitzen. Zwar sucht sie den Stachel durch ihre Oberkiefer zu ersetzen, indem sie mit denselben beisst, das Abdomen nach unten und vorn krümmt und so die Ameisensäure in die durch die Kiefer beigebrachte Wunde spritzt; aber nur bei weichhäutigen Thieren wird es ihr gelingen, eine Verwundung und Blutvergiftung hervorzurufen. Eigenthümlich ist es zu beobachten, wie sie ihr in grossen Massen producirtes Gift vergeuden. Stört man sie in ihrem Bau und bringt die Hand auch nur in die Nähe eines halben Fusses, so fühlt man selbige bald von einem feinen Sprühregen benetzt, welchen die Thiere von allen Seiten auf den Feind ausspritzen.

## Anatomie des Stech- und Giftapparates bei Formica rufa (Arbeiter).

Der rudimentäre Stechapparat liegt am Hinterleibsende unter der Bauchschuppe des letzten chitinisirten Segmentes (Fig. 1 *d'*) verborgen. Drückt man den Hinterleib scharf zusammen, so hebt sich die Rückenschuppe (Fig. 1 *d*), welche in natürlicher Lage mit ihrer hinteren Kante auf der Bauchschuppe (*d'*) desselben Segmentes ruht, nach oben, und es treten die letzten, weich gebliebenen Leibesringe (*a*, *b*, *c*) mit der Afteröffnung (bei *a*), der Geschlechtsöffnung (bei *c'*) und dem Stachel auf ihrer Bauchseite ans Tageslicht. Letzterer unterscheidet sich bedeutend vom Stachel der Biene, da er, wie gesagt, eigentlich weiter nichts ist, als ein Stützapparat der Giftblasenmündung, wenngleich sich Anklänge an den ausgebildeten Stechapparat der meisten Aculeaten schon auf den ersten Blick nicht verkennen lassen. Der Hauptunterschied besteht darin, dass während dort die Anhänge der Bauchtheile der letzten, in den Hinterleib eingezogenen Segmente, Rinne, Stechborsten, Stachelscheiden, nur an ihrem vorderen Ende mit ihren Segmenten verwachsen, der hintere Theil jedoch frei vom Körper absteht, hier die Verschmelzung, mit Ausnahme der Stechborsten, wenn wir der Analogie wegen diese Bezeichnung beibehalten wollen, viel grössere Dimensionen annimmt.

Wir finden da ein breites, paariges, sich nach aussen etwas wölbendes Chitinstück (Fig. 2 *a*), welches so liegt, dass die gehöhlte Seite nicht gerade nach innen, sondern mehr der Mittellinie des Bauches zugekehrt ist; am vorderen Ende sind seine Wandungen platt aneinander gedrückt und kappenförmig umgeschlagen (*b*); es ist enge mit der Segmenthaut verwachsen und entspricht den Rinnenschenkeln und den oblongen Platten, als deren Verlängerung wir beim Bienenstachel die Scheiden anzusehen haben. Auch dort entsprossen beide Gebilde, Rinnenschenkel mit ihrer Verlängerung, der Rinne, und andererseits

Digitized by Google

oblonge Platten mit den Scheiden, ein und demselben Segmente dicht nebeneinander und lassen uns ihre Zusammengehörigkeit, besonders in den ersten Stadien der Entwickelung deutlich wahrnehmen; hier nun sind sie, auch beim erwachsenen Thiere, an ihrem vorderen Ende gänzlich mit einander verschmolzen. Während der Innenrand (Fig. 2 *c*) und die Wölbung dieses Stückes schwächer chitinisirt ist, besitzt der sich mehr als der Innenrand umschlagende äussere (Fig 2 *d*) eine dunkelbraune Färbung. An die gewölbte Seite des Aussenrandes setzt sich die nach den quadratischen Platten und den Seiten des Thieres aufsteigende Segmenthaut (*e*) fest; wie die Segmenthaut auf der Bauchseite sich dem Chitinstück *a* anfügt, also die beiden seitlichen Theile des Stechapparates verbindet, werden wir später sehen. Auf der halben Länge des Stachels trennt sich der Aussenrand *d*, um die Rinnengestalt beibehaltend und sich der Mittellinie des Bauches zukrümmend, nach oben hin bis unter die Afteröffnung zu verlaufen und hier mit der Spitze an das gleiche Stück der gegenüberliegenden Seite zu stossen (*f*). Diese Chitinleiste entspricht also an ihrem vorderen Theile (*d*) der oblongen Platte, der hintere Theil gehört zu den noch zu beschreibenden Stachelscheiden. Doch lässt sich nicht eine scharfe Grenze zwischen den Scheiden und der oblongen Platte ziehen, da beide Stücke ein und demselben Anhangsgebilde angehören und die Chitinisirung bald mehr, bald weniger weit nach hinten bei den verschiedenen Familien der Aculeaten vorschreitet, ebenso sich seitlich, d. h. nach der Mittellinie des Bauches zu ausdehnt, sobald Raum dazu vorhanden ist, welcher bei Formica fehlt, und dann eine wirkliche Platte bildet. Auch die hintere Spitze (*f*) steht nicht von der Segmenthaut ab, sondern bleibt enge mit ihr verwachsen.

Der innere Rand des Chitinstückes *c*, welcher den Rinnenschenkeln entspricht, zweigt sich ebenfalls vom Hauptstamme (*a*) als selbständige Leiste ab und begiebt sich, mit der Segmenthaut auf dem ganzen Verlauf verwachsen, nach der Mittellinie des Bauches, um in das entsprechende Stück der gegenüberliegenden Seite, ohne dass die Chitinisirung an einer Stelle unterbrochen wäre, überzugehen (*g*). Bald hinter der Abzweigungsstelle macht sie (bei *t*) eine scharfe Drehung, so dass ihr Innenrand jetzt mehr nach unten gerichtet wird. — Zwischen dem hinteren Theil der eben besprochenen beiden Leisten (*f* u. *g*) liegen die Stachelscheiden (*h*), welche eine pistolenförmige Gestalt besitzen, von einer feinen hellen Haut gebildet werden und nur an der hinteren Spitze wie 2 abgestumpfte Halbkegel vom Körper abstehen; ihr übriger Theil ist ebenfalls dem Körper angewachsen. Während die Chitinleiste *t*, *g* zwar durch die Segmenthaut mit ihnen verbunden ist, aber mit den

Digitized by Google

Präparirnadeln weiter nach vorn von ihnen abgebogen werden kann, schmiegen sie sich eng der Leiste *f* an, sind ihr dicht angewachsen; diese umfasst sie von hinten her und ist weiter nichts als der chitinisirte obere Rand derselben, so dass wir *h* u. *f* zusammen als Stachelscheiden auffassen müssen. Es setzt sich ja auch bei der Biene ein von der oblongen Platte ausgehender Chitinstreifen auf der Stachelscheide der Länge nach fort, bildet den seitlichen, äusseren Rand derselben, während der der Rinne zugewandte Theil der beiden Scheiden weich und häutig ist; hier haben wir ganz analoge Verhältnisse, wenn wir dieses beim Bienenstachel die Scheiden stützendes Chitinstück mit der Leiste *f* vergleichen; letzteres ist hier ebenfalls die äussere, stark chitinisirte Seite der im Uebrigen weichen Scheiden und dient auch dazu, selbige zu stützen, nur dass hier das ganze Scheidengebilde mit Ausnahme der Spitze dem Körper angewachsen ist, bei der Biene frei absteht. — Auf den einander zugekehrten Seiten besitzen die weichen Stachelscheiden eine rinnenförmige Höhlung (*v*), so dass sie beide in natürlicher Stellung am hinteren Ende dicht an einander liegend, hier einen in der Längsachse durchbohrten Kegel darstellen. An dem hinteren Ende (*h*), wo sie vom Körper abstehen, sind sie mit feinen Härchen besetzt, von denen man gewöhnlich nur die knopfartig verdickte Basis sieht, da selbige senkrecht von der Haut abstehen und nur selten in eine Lage gebracht werden können, dass sie ihr platt anliegen. Im Innern sind sie mit einem feinkörnigen Bindegewebe angefüllt; nach vorn verlängern sie sich zwischen den beiden Chitinleisten (*f* u. *g*, *t*) als häutige Rinne, deren Oeffnung der Mittellinie des Bauches zugekehrt ist bis zu dem Ansatzpuncte von *f* und *t* an *a*, wo ihr Ende sich befestigt (cf. Fig. 12).

Was nun das Rinnenstück (*g*, *t*, *c*) anbelangt, so geht vom innern Rande, der, wie wir nicht vergessen müssen, sich durch die Drehung (bei *t*) nach unten biegt, eine helle Chitinhaut, der Länge nach verlaufend, aus. Sie ist am vorderen Ende des Stechapparates bis zur Abzweigung der Leiste *t g* etwas rinnenförmig gehöhlt und liegt so, dass die Oeffnung dieser Rinne nach aussen gekehrt ist, also nach der entgegengesetzten Seite, wie die von *a*. Der der Mittellinie des Bauches zugekehrte Rand der Haut verdickt sich auf der ganzen Länge und besitzt ein gezähntes Ansehen (*i*); auf ihm setzen sich die Stechborsten fest, und er bildet den Grat, den wir an der Rinne eines jeden Stachels vorfinden. Da er, wie überhaupt der häutige Theil der Rinne nur sehr schwach chitinisirt ist, den Stechborsten also eine schlechte Stütze gewährt, so ist er mit diesen zahnartigen Vorsprüngen besetzt, welche den Stechborsten das Anheften erleichtern sollen. Auch in der Nuth der noch zu beschreibenden Stechborsten sah ich, wenigstens am vorderen

Digitized by Google

Ende, ähnliche zahnartige Gebilde. Aber dennoch ist der Zusammenhang zwischen Rinne und Stechborsten ein sehr lockerer, denn während man beim Stachel der übrigen Aculeaten Gewalt anwenden muss, um die Stechborsten vom Grat der Rinne zu trennen, sieht man sie hier in den allermeisten Fällen, nachdem man den ganzen Stechapparat aus dem Körper des Thieres genommen, aus ihrer natürlichen Lage gerissen, selbst wenn man die grösste Vorsicht anwendet und sich hütet, sie mit den Nadeln zu berühren; nur sehr selten gelingt es, sie auf dem Rinnengrat zu erhalten.

Da an der Drehungsstelle (bei *t*) der Innenrand sich nach unten biegt, so muss natürlich die Anwachslinie der Rinnenhaut (*i*) an dieser Chitinleiste dieselbe Biegung machen; hier ist die häutige Rinne am breitesten, keilt sich nach hinten immer mehr aus, und ihr Grat setzt sich endlich nicht weit von der Mittellinie des Körpers dem unteren Rande der Chitinleiste *g* an. — Während am vorderen Ende des Stechapparates diese Haut für sich allein eine Rinne bildet, ja der Chitinrand *c* im Verein mit *a* eine Wölbung nach der entgegengesetzten Seite macht, stellt sie am hinteren Ende im Verein mit der Leiste *t*, *g* eine Hohlrinne von mehr kahnförmiger Gestalt dar. Ueber diese Verhältnisse belehrten mich besonders Querschnitte. — Das hintere Ende der Stachelrinne (*t*, *g* und *i*) liegt in der Rinne, welche die Stachelscheiden bilden (*u*), jede Stachelscheide umfasst ebenso, wie es bei der Biene der Fall ist, in natürlicher Lage die Stachelrinne ihrer Seite, wenngleich in der Zeichnung beide Stücke etwas von einander gezogen sind. Die äussere Wand der Stachelrinne wird gebildet von der Chitinlamelle *c*, *t*, *g* und ihrer Verbreiterung, der Haut *i*, die innere von einer ebenfalls weichen durchsichtigen Haut, welche von dem Rinnengrat nach innen steigt, um dann in die zwischen den beiden seitlichen Theilen des Stechapparates liegende Segmenthaut (*e'*) überzugehen (cf. auch Fig. 11). — Die Durchsichtigkeit der Häute der Rinne mit dem nur äusserst schwach chitinisirten Grat haben bisher die richtigen Verhältnisse verkennen lassen, und es dauerte lange, bis es mir gelang, die Verbindung von Stechborsten und Rinne zu ermitteln. — Unter der Platte *a* sah ich zwei feine Tracheenästchen verlaufen und während der eine nach der sich abzweigenden Stachelrinne verlief, nahm der andere seine Richtung auf die häutigen Scheiden zu; doch konnte ich den weiteren Verlauf in den beiden genannten Stücken nicht verfolgen, auch glaube ich nicht, dass sie sich weit hineinbegeben, oder doch höchstens als sehr feine Zweige, welche sich der Beobachtung entziehen, da sie von Bindegewebe bedeckt werden. Sie sind analog den Tracheen, welche bei der Biene Stachelscheiden und Rinne der Länge nach durchziehen; während sich



Digitized by Google

da auch in jeder Stechborste ein deutlich wahrnehmbarer Tracheenast befindet, habe ich hier einen solchen nicht bemerken können.

Als die einzigen Stücke, welche ebenso wie beim Bienenstachel auf dem grössten Theil ihrer Länge mit dem Körper nicht verwachsen, sehen wir die Stechborsten (Fig. 2 *k*); sie besitzen eine ähnliche Einrichtung wie die Stechborsten der übrigen Aculeaten, sind nuthförmig gehöhlt und umfassen den Grat, unterscheiden sich aber wesentlich von ihnen durch ihre breite abgerundete Spitze, haben mithin hier durchaus nicht den Zweck zu verwunden, ja sie scheinen mir mit allen jenen sich im Thier- und Pflanzenreiche so oft vorfindenden verkümmerten Organen auf einer Stufe zu stehen, welche eben nur ererbt sind, ohne noch einem Zwecke zu dienen, oder die Bestimmung besitzen, sich zu einer höheren Ausbildung emporzuschwingen. Sie zeigen dieselbe Biegung wie der Grat; zwischen ihrer äusseren convexen und inneren concaven Wand liegt eine Höhlung, welche mit einer sehr dünnen Schicht von Bindegewebe angefüllt ist. An ihren beiden Längsrändern, mit denen sie den Rinnengrat umfassen, sind sie chitinisirt, von gelber Farbe, im Uebrigen jedoch klar und durchsichtig. Die stärkere Chitinisirung der beiden Ränder biegt an der hintern Spitze der Stechborsten nach unten um, begrenzt das abgestutzte Ende derselben und verleiht so auch diesem Festigkeit. Am Grunde, d. h. am vorderen Ende, sind sie mit der Haut des Segmentes, dem sie angehören, verwachsen; es ist dieses das vorhergehende von dem, welchem das Chitinstück *a* angehört, also das drittletzte. Da sich die letzten Hinterleibsringe ebenso, wie bei den übrigen Aculeaten während der Metamorphose verkleinern und in einander schieben, so erklärt sich die weite Lage der Stechborstenbasis nach hinten, d. h. über *b* hinaus. Auch sieht man deutlich, wie eine Hautfalte, mit der die Stechborsten auf dem vorderen Drittel ihrer Länge etwa verwachsen sind, sich über den vorderen Theil des aus oblongen Platten und Rinnenschenkel verwachsenen Chitinstückes (von *a* zu *a*) hinzieht; sie bildet auf der Bauchseite das Segment, dem *k* entsprossen ist und hat sich über das nächstfolgende, welchem *a* angehört, gelegt; sie ist in der Zeichnung nicht angegeben, da hierdurch die Figur an Deutlichkeit verlieren und das Verständniss erschwert würde. Nach vorn zu setzt sie sich dem hinteren Rande der letzten chitinisirten Bauchschuppe (Fig. 1 *d'*) an.

Die Stechborsten sind am vorderen Ende gelenkartig einem in der Segmenthaut liegenden Chitinstücke, den Winkeln (*l*), angefügt, welche den gleichnamigen Stücken der Bienen ziemlich ähnlich sehen; sie bilden ein Dreieck, dessen eine Spitze also den Stechborsten, dessen zweite der Leiste *d* und dessen dritte endlich den noch zu besprechenden

Digitized by Google

quadratischen Platten gelenkartig angewachsen ist. Vergleichen wir die Art der Verbindung der Winkel und der eben genannten Stücke mit den Verhältnissen beim Bienenstachel, so finden wir eine sehr ähnliche Lage der Winkel bei beiden Thieren, nur sind sie hier mit dem vorderen Ende der Stechborsten viel weiter nach hinten gerückt. Denken wir uns die Stechborsten mit den Winkeln weiter nach vorn gezogen, so haben wir dasselbe Bild, wie bei der Biene. Dort setzt sich die hintere Ecke der Winkel den oblongen Platten an; wir können daher mit Sicherheit annehmen, dass die Leiste *d* an ihrem vorderen Ende, welchem sich die hintere Spitze des Winkels inserirt, dem vorderen Theil der oblongen Platten entspricht.

Das letzte noch zu beschreibende Chitinstück liegt als grosse, besonders am vorderen und oberen Rande stark chitinisirte Platte (*m*) in der Segmenthaut an den Seiten des vorletzten, weichen Leibesringes, in natürlicher Lage ebenso, wie der ganze Apparat in den Hinterleib eingezogen. Den Rändern setzt sich die weiche Segmenthaut *e* an; nach hinten und oben läuft der obere Rand in ein langes, sich zuspitzendes, ebenfalls in der Segmenthaut liegendes Chitinstück *n* aus, welches verlängert über dem Aftersegment auf der Mittellinie des Rückens das entsprechende der andern Seite berühren würde. — Der hintere Rand dieser Platte schlägt sich nach innen um und wird durch ein breites, nach *n* spitz auslaufendes Chitinstück *o* gebildet, welches man von aussen betrachtet also nur durch die Platte *m* hindurchscheinend wahrnimmt. An den vorderen Rand des halbmondförmigen Stückes *o* setzt sich die Segmenthaut *e* an, um unter demselben fort sich nach hinten zu begeben. Die Platte *m* mit ihrem sich nach innen biegenden, halbmondförmigen Rande *o* erhebt sich, wie eine nach hinten übergelegte Kuppel aus der Fläche der Segmenthaut. Am Gipfel dieser Kuppel liegt eine sehr grosse Tracheenöffnung, von welcher ein dicker Tracheenast zwischen der Platte *m* und *o* ins Innere des Körpers steigt. Das halbmondförmige Stück inserirt sich mit seinem vorderen Ende gelenkartig der dritten Spitze des Winkels und ist analog der quadratischen Platte des Bienenstachels; ihre Lage ist hier, wie bei allen von mir untersuchten Ameisen, eine sehr eigenthümliche; stets wird sie von der ein grosses Stigma tragenden Platte bedeckt, auch ist ihre Grösse im Vergleich zum Bienenstachel eine sehr geringe (cf. Fig. 13).

Mit diesen äusserlich sichtbaren Stücken stehen nun zwei Drüsen im Zusammenhang, welche im Innern des Hinterleibes nach vorn ragen und am hinteren Ende des verkümmerten Stechapparates nach aussen münden. Es ist dieses die grosse Giftblase, in der die Ameisensäure angesammelt wird (Fig. 3 *a*); sie besitzt eine eiförmige Gestalt,



Digitized by Google

geht nach hinten in einen dünneren Hals über, um dann vor ihrer Ausmündung kuglig anzuschwellen (Fig. 2 *p*). Sie öffnet sich nach aussen hin durch einen schlitzförmigen Einschnitt in der Segmenthaut (Fig. 2 *q*) unmittelbar vor dem Chitinbügel der Stachelrinne; ja wir haben den hinteren Theil (*g*) der Chitinleiste als specielle Stützleiste des hinteren Randes der Blasenmündung zu betrachten. An den hinteren Rand der Giftblasenöffnung setzt sich die weiche Haut an, welche von dem Rinnengrat ausgeht, weiter nach vorn in die zwischen den beiden seitlichen Theilen des Stechapparates liegende Segmenthaut übergeht und, wie bereits besprochen, die Innenwandung der Rinne bildet; oder besser, die weiche innere Rinnenhaut steigt als hintere Wand der Blasenmündung ins Innere des Körpers. — Der vordere Rand der Blasenmündung ist weich und häutig und geht wulstförmig in die, die beiden seitlichen Theile des Stechapparates verbindende äussere Segmenthaut (Fig. 2 *e'*) über; dieser vordere wulst- oder besser lippenförmige Rand der Blasenmündung liegt in natürlichem Zustande dicht auf dem vorderen Rand der kegelförmig vom Körper abstehenden Stachelscheiden, den hinteren Theil des Rinnenbügels bedeckend, so dass die aus dem Blasenhalse aufsteigende Flüssigkeit nicht durch die schlitzförmige Blasenöffnung sich direct nach aussen entleert, sondern durch die Höhlung zwischen den beiden Scheidenkegeln, wie durch eine feine Spritzenöffnung nach aussen gepresst wird. So erklärt sich der feine Strahl, in welchem die Thiere die Säure von sich spritzen. Den Druck im Innern, welcher die Säure aus der Blase und dem Blasenhalse treibt, verursachen Ringmuskeln, welche die Blase umkreisen. Letztere (Fig. 3 *a*) besteht aus einer hellen Chitinhaut, die sich am Blasenhalse in ringförmig denselben umlaufende Wülste legt; eine zweite, sehr zarte Haut, in welcher man nur mit scharfer Vergrösserung sehr feine Kerne wahrnimmt, umgiebt die Blasenhaut; in der äusseren Schicht liegen jene feinen, die Blase umkreisenden und ziemlich parallel neben einander verlaufenden Ringmuskeln; man sieht sie von der Blase, besonders am Rande, wenn selbige platt gedrückt ist, wie Leisten abstehen. Doch habe ich sie stets nur bis zu der der Blase auf der oberen Seite auflagernden Giftdrüse verfolgen können.

Der dem Rücken des Thieres zugekehrten Blasenseite liegt also von aussen her die Giftdrüse auf (Fig. 3 *b*); sie besitzt eine kahnförmige Gestalt und legt sich eben mit der concaven Seite der convexen der Blase auf. Leider gelang es mir nie, die Blase mit dem Giftstoffe angefüllt herauszupräpariren. Da ihre Haut eine äusserst feine ist, so wurde sie wohl stets etwas verletzt und das Gift floss aus, bevor der Apparat von dem sich eng anschmiegenden Darme, den vielfachen, die Präparation

Digitized by Google

stets sehr erschwerenden Tracheen und anliegenden Fettmassen befreit war; oder der Abfluss erfolgte vielleicht auch durch die Giftblasenöffnung, da ein Druck während des Herausholens des Apparates nicht zu vermeiden ist. So besass die Blase nie mehr ihre eiförmige Gestalt, sondern war platt zusammengedrückt und die wie eine halbe Eischale auflagernde Giftdrüse in die Blase eingesunken, so dass sie von den Rändern letzterer etwas überwallt wurde (Fig. 3). — Dass jedoch die Blase im natürlichen Zustande nicht diese plattgedrückte, sondern eine eirunde Gestalt besitzt, sah ich deutlich, wenn ich Querschnitte des Hinterleibes dicht vor der Blase machte; freilich war es dann nicht möglich, die Giftdrüse wahrzunehmen, sondern nur den hinteren kuglig abgerundeten Theil der Giftblase. Die Giftdrüse selbst besteht aus vielen glashellen, sich verzweigenden Schläuchen, welche dicht neben und über einander liegend eben zu der kahnförmigen Drüse zusammengeballt sind und von einer feinkörnigen gelben, die Schläuche an einander kittenden Masse umgeben sind. Das Gewirr der Giftschläuche vereinigt sich zu einem grösseren Stamme, der in das vordere Ende der Blase einmündet. Vom hinteren Ende der Giftdrüse gehen zwei lange, sich vielfach krümmende Schläuche (Fig. 3 *e*) aus und liegen neben der Giftblase in der Fettmasse eingehüllt. Sie sind umfangreicher, als die einzelnen, glashellen Schläuche der Giftdrüse und bestehen aus einer gelben, körnigen, vielfach gefurchten Masse, in deren Mitte der Länge nach ein sehr feiner Chitincanal verläuft. Sie unterscheiden sich also von den übrigen zusammengeballten Schläuchen dadurch, dass das Lumen ihres Canales ein viel geringeres, die denselben umgebende Drüsenmasse eine viel stärkere ist; letztere konnte sich hier wohl besser entwickeln, da die Drüse frei im Körper liegt, ohne wie bei den glashellen Schläuchen, von daneben- und darüberliegenden gedrückt zu werden.

Die zweite Drüse (Fig. 2 *r*), deren Function mir nicht klar ist, und welche morphologisch der Schmierdrüse des Bienenstachels entspricht, ist bedeutend kleiner, erstreckt sich der Länge nach von der Ausmündung der Giftblase bis zum vorderen Ende des Halses derselben, liegt auf der Innenseite der letzten weich gebliebenen Segmente, zwischen diesen und der Giftblase und besitzt ein traubenartiges Ansehen. Am vorderen Ende concentrirt sich die Hauptmasse der Drüse, indem sie hier zu zwei grossen Klumpen anschwillt, welche sich nach hinten in einen weniger umfangreichen Stiel (Hals) fortsetzen. Die beiden vorderen Theile besitzen viele Einkerbungen, und man kann sie zu zwei längeren Säcken ausziehen, welche aus einer feinen Chitinhaut gebildet und von gelben kugligen Zellen auf der Aussenseite bedeckt werden.

Digitized by Google

Der Stiel, in den die beiden Säcke münden, besitzt denselben Bau und kann ebenfalls länger ausgezogen werden; sein inneres Chitinrohr schwillt dicht vor der Ausmündung zu einer kugligen Blase (Fig. 2 *s*) an, welche sich nach hinten in einen dünneren Hals auszieht und an der vorderen Wand der Giftblasenmündung nach aussen öffnet. Diese Drüse mündet also an der Stelle, wo die untere (vordere) Wand des Giftblasenhalses wulstförmig in die weiche Segmenthaut übergehend, sich nach vorne umschlägt. Die ganze Drüse wird von einer feinen Haut überzogen, welche nicht die Faltungen mitmacht, sondern sich über selbige hinwegzieht, so dass man sie zerreissen muss, wenn man die beiden Säcke in ihrer ganzen Längenausdehnung darstellen will. In Fig. 2 und 3 ist der untere Theil der Blase *s* von der umgebenden Zellmasse befreit.

Bei Besprechung der Fig. 1 haben wir bereits erwähnt, dass die verkümmerten weiblichen Geschlechtstheile dicht an dem hinteren Rande der letzten chitinisirten Bauchschuppe in der dahinterliegenden, weichen Haut sich nach aussen öffnen (Fig. 1 *c'*); letztere bildet den Hinterrand des viertletzten zum grössten Theil chitinisirten Bauchringes (des 10. hinter dem Kopfe.) Die Mündung ist von weichen Hautfalten umgeben und liegt auf der Verbindungslinie der vorderen Enden der beiden seitlichen Theile des Stechapparates. Die beiden Ovarien (Fig. 3 *c* eins darstellend) bestehen aus je 3 nach hinten an Umfang zunehmender und durch einen kurzen Eileiter (Fig. 3 *d'*) in einen langen Uterus (Fig. 3 *d*) einmündender Eiröhren; an ihnen nimmt man, besonders nach der Einmündungsstelle zu, Einschnürungen zwischen den einzelnen Eiern wahr. Auch sind letztere hier in ihrer Entwickelung bereits vorgeschritten, indem sich der Dotter in viele Kügelchen getheilt hat. Weiter nach der sich verjüngenden Spitze der Eiröhre zu nehmen die Eier schnell an Grösse ab und man sieht in ihnen nur noch wenige Kügelchen. Die Production der Eier ist eine bedeutend geringere, als bei den Weibchen; da sich aber ausgebildete Eier bei den meisten Arbeitern, wenigstens im Frühjahre finden, so lässt sich wohl annehmen, dass selbige sich zu neuen Individuen entwickeln; es kommen die Arbeiter den Weibchen im Geschäfte des Eierlegens zu Hülfe, denn in kurzer Zeit, während der wenigen Frühlingsmonate, muss der Stock bevölkert werden, da der grösste Theil desselben im Herbste ausstirbt, während bei der Honigbiene eine im Verhältniss grössere Arbeiterzahl überwintert, hier das Geschäft des Eierlegens also der Königin allein überlassen werden kann. — Die geflügelten Weibchen besitzen in den geschilderten Theilen des Stachels und der Drüsen keine erheblichen Abweichungen. Ihre Ovarien sind natürlich viel entwickelter und am

Digitized by Google

hinteren Ende der inneren Geschlechtstheile findet sich eine grosse Samentasche. Die Geschlechtsöffnung ist am hinteren Rande stark chitinisirt, indem von selbiger ausgehend, ein langes nach hinten zugespitztes Chitinstück in der Segmenthaut verläuft.

Die Muskulatur weicht bedeutend von der des Bienenstachels, wie sie Kräpelin[1]) schildert, ab; wenigstens habe ich mit Ausnahme einiger weniger Muskelpaare, die vielleicht einigen der Biene analog sein können, keine Uebereinstimmung gefunden. Es liegt dieses an dem so abweichenden Bau und der eigenartigen Lage der quadratischen Platte, wie auch an der Verkümmerung der oblongen Platte; denn während sie bei der Biene breit ist und eine grosse Ansatzfläche den Muskeln bietet, sehen wir sie hier nur als schmalen Chitinstreifen. Besonders aber ist der Grund hiervon zu suchen in der gänzlich veränderten Function des Apparates, welche wohl auch diese Verkümmerung der oblongen Platten bedingt, denn während bei dem Bienenstachel die Chitintheile als verwundender Apparat und deren Bewegung gegen einander eine Hauptrolle spielen, treten sie hier in den Hintergrund, da sie zum Verwunden untauglich sind, und die Hauptrolle spielt das giftbereitende und ausführende Organ, sie bilden nur Stützleisten desselben; daher finden sich auch gerade Muskeln ausgebildet, welche das Ausspritzen der Säure, das Oeffnen und Schliessen der Giftblasenmündung bewirken. In Fig. 4 sind die einzelnen Muskel durch punctirte Linien angegeben. — Der umfangreichste Muskel (Fig. 4 *a*) geht von dem spitz auslaufenden Ende der quadratischen Platte aus, um sich dem hinteren Ende der Chitinleiste *f* (Fig. 2) anzusetzen. Vergeblich suchte man nach einem Analogon beim Bienenstachel. Ein zweiter, weit schwächerer (*b*), verbindet den mittleren Theil des vorderen Randes der quadratischen Platte mit dem vorderen Abschnitt der oblongen (Fig. 2 *d*) und zwar fügt er sich der concaven Seite desselben in der Gegend an, wo der Winkel eingelenkt ist. Der dritte Muskel (*c*) begiebt sich vom unteren Ende der quadratischen Platte nach dem hinteren Ende der Chitinleiste Fig. 2 *f* und setzt sich hier dicht neben dem zuerst beschriebenen (*a*) fest. Diese 3 Muskeln sind es, welche quadratische und oblonge Platte verbinden. Der erste dient dazu, den hinteren Theil des Stechapparates und besonders die Scheiden, durch deren Höhlung das Gift nach aussen gespritzt wird, nach oben zu heben, aus der Spalte, welche von der Rücken- und Bauchschuppe des letzten chitinisirten Segmentes gebildet wird, ein wenig ans Tageslicht zu bringen, so bald das Thier die Säure von sich giebt. Die beiden letzteren unterstützen ihn hierbei,

1) Diese Zeitschrift 1873.

Digitized by Google

sind bedeutend schwächer und kreuzen sich; sie können wohl als Analoga zu 2 Muskeln des Bienenstachels betrachtet werden, von denen der eine nach KRÄPELIN an dem oberen Rande der quadratischen Platte entspringt, um sich an dem vorderen Drittel der oblongen Platte und zwar an deren verdicktem Rande zu inseriren, während der andere von der Articulationsstelle der quadratischen Platte mit dem Winkel ausgehend, seine Insertion an dem hinteren Drittel des Randes der oblongen Platte findet. Wir sehen also auch dort, dass sich diese beiden Muskeln, denselben Theilen der gleichnamigen Stücke ansetzend, kreuzen, und können sie daher wohl als analog betrachten.

Zwei sehr schwache Muskelbündel, das vierte und fünfte, gehen von dem mittleren Theile der quadratischen Platte aus, und indem sich einer (*d*) dem vorderen aufgebogenen Ende des Chitinstückes Fig. 2 *b* ansetzt, inserirt sich der andere (*e*) der unteren Ecke der die Tracheenöffnung tragenden Platte. Letzterer scheint mir bis dicht an das Stigma zu treten und den Verschluss dieses zu bewirken. — Von der hinteren Seite des Winkels, welche zwischen dem Ansatzpuncte desselben an der quadratischen und dem an der oblongen Platte liegt, verläuft der sechste ziemlich starke Muskel (*i*) über der Rinne und dem Giftblasenhalse bis zur Mittellinie des Körpers, wo er dicht hinter der Blasenmündung sich mit dem entsprechenden der andern Seite vereinigt. Es liegt hier in der weichen, vom Rinnengrat herabsteigenden und in den Blasenhals übergehenden Haut ein kleines, rundliches Chitinstückchen, dem sich dieses von beiden Winkeln herkommendes Muskelpaar inserirt. Man könnte dieses Chitinstückchen, da es unmittelbar unter der Stachelrinne liegt, vielleicht als Gabelbein des Bienenstachels auffassen. — Die Kraft dieses Muskels wird noch verstärkt durch einen schwächeren (*k*), den siebenten, welcher von dem vorderen Ende der concaven Seite der oblongen Platte, in der Nähe des Winkels, ausgehend denselben Verlauf nimmt und sich auch an dem kleinen Chitinstückchen mit dem der andern Seite vereinigt, die letzten beiden Muskelpaare haben den Zweck, durch Zusammenziehen die hintere Wand der Blasenmündung gegen die vordere zu drücken, d. h. die Blase zu schliessen. Das Oeffnen derselben wird durch einen kräftigen Muskel, den achten, bewirkt (*l*), welcher von der concaven Seite des vorderen Endes von *a* (Fig. 2) ausgehend und zwischen dem Blasenhalse und der Segmenthaut der Bauchseite verlaufend, sich dem vorderen Rande der Blasenmündung da festsetzt, wo sich die Drüse *r* in selbige öffnet. Indem er sich zusammenzieht, wird die vordere Wand der Blasenmündung von der hinteren abgehoben und selbige geöffnet. Muskel *i* und *k* liegen also über dem Blasenhalse, Muskel *l* unter demselben.

Digitized by Google

Die drei folgenden Muskeln gehen von der Platte *m* aus und gehören eigentlich nicht zum Apparat. Ein starker Strang (Fig. 4 *f*) setzt sich dem oberen Theile des Vorderrandes der Platte *m* fest und verläuft, das Chitinstück Fig. 2 *b* kreuzend, nach der unteren Seite des kopfförmig verdickten Blasenhalses, diesen von vorn her umfassend, um auf der Mittellinie des Bauches sich der Geschlechtsöffnung anzuheften. Er hat jedenfalls den Zweck letztere bei dem Geschäfte des Eierlegens, denn wie wir gesehen haben, thun dies auch die Arbeiter, etwas aus der Körperhöhlung emporzuheben. Doch möchte ich ihm noch eine andere Function zuschreiben: Der vordere kuglig angeschwollene Theil des Blasenhalses hängt in ihm, wie in einer Schlinge, und indem er sich zusammenzieht, übt er sowohl, als auch die weiche Segmenthaut einen Druck auf den Blasenkopf und das Gift wird aus letzterem nach aussen gespritzt. — Endlich gehen noch zwei Stränge von der Platte *m* aus, um diese an dem letzten chitinisirten Segmente zu befestigen, und zwar inserirt sich der eine (*g*) der unteren, vorderen Ecke dieser, da wo sich Muskel *e* ansetzt, und begiebt sich nach der seitlichen Ecke des hinteren Randes der letzten chitinisirten Bauchschuppe. Der andere (*h*), viel stärkere, geht von dem spiessartigen Fortsatze der Platte *m*, sich der Länge desselben ansetzend, nach dem hinteren Rande der letzten chitinisirten Rückenschuppe. Alle beschriebenen Muskeln haben wohl nur den Zweck, den Stechapparat und die Geschlechtsöffnung zur leichteren Entleerung des Giftes und der Eier nach aussen und wieder zurückzuziehen, wie auch die Blase zu öffnen und zu schliessen.

## Entwickelung des Stech- und Giftapparates bei Formica rufa (Arbeiter).

Obwohl bei der Entwickelung des Stech- und Giftapparates der grossen Waldameise dasselbe Grundprincip durchblickt, wie bei der Entwickelung des Bienenstachels, so werden doch die Verhältnisse wieder wesentlich modificirt durch die in ihrem Wachsthum die übrigen Theile schnell überflügelnde Giftblase und Giftdrüse. Ueberhaupt fand ich hier sowohl, als auch bei der Entwickelung der schon früher hierauf hin beobachteten Thiere [1]), dass zuerst die Theile auftreten, welche bei der Imago am ausgebildetsten sind. — Bei der erwachsenen Larve sehen wir am vorletzten Hinterleibssegmente, dem zwölften hinter dem Kopfe, auf der Mittellinie des Bauches eine grosse, längliche Imaginal-

1) Diese Zeitschrift Bd. XXV: Ueber Bau und Entwickelung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Aus Versehen ist dort statt Decticus verrucivorus »Locusta viridissima« gesetzt, was hiemit berichtigt wird.

Digitized by Google

scheibe (Weismann) (Fig. 5 *a*); die Hypodermis hat sich da verdickt und besonders am hinteren Rande nach innen gestülpt. Die Scheibe ist, wie die tiefe Einkerbung in der Mitte des hinteren Randes erkennen lässt, und besonders frühere Stadien zeigen, aus zwei verschmolzen. Jede der beiden seitlichen Hälften besitzt ziemlich in ihrer Mitte ebenfalls am Hinterrande eine etwas schwächere Einkerbung. Unmittelbar vor der Scheibe liegt der letzte Knoten des Bauchmarkes, von dem aus Nervenfäden an die Scheibe treten. Während der Hinterrand, abgesehen von den drei Einschnitten, ziemlich eine gerade Linie bildet, ist der vordere bogenförmig gestaltet. Der grösste Theil der Scheibe besteht aus dem körnigen Gewebe der Hypodermis (wenigstens habe ich eine Zellenstructur bei Spiritusobjecten nie gesehen), der hintere Rand besitzt ein helles, durchsichtiges Ansehen ohne körnige Structur. In und auf der Scheibe entstehen alle Theile des Stech- und Giftapparates mit Ausnahme der Stechborsten, der quadratischen Platten und Winkel. — Zu jeder Seite der Mittellinie der Scheibe liegt auf derselben, d. h. der dem Innern des Körpers zugekehrten Fläche, eine längliche, wulstartige Wucherung (Fig. 5 *f*), welche sich nach dem Innern des Körpers und nach hinten krümmt (Fig. 5 *g*); dieses umgeschlagene Ende läuft in einen dünneren Anhang aus, der sich henkelartig nach vorn biegt. Aus der Wucherung (Fig. 5 *f* entsteht die Blase und später als Knospung an ihr die Drüse, welche unterhalb der Blase liegt und in deren Mündung sich öffnet (Fig. 2 *r*). Aus dem nach innen umgeschlagenen Theil (Fig. 5 *g*) bildet sich die Giftdrüse heraus, und aus den beiden umgeschlagenen Henkeln entstehen die beim erwachsenen Thier vom hinteren Ende der Giftdrüse ausgehenden beiden Schläuche (Fig. 3 *e*). Wir sehen also, dass die Blase sowohl, als auch die Giftdrüse aus zwei gesonderten Theilen entstehen, welche bald darauf so innig verschmelzen, dass ihre Zweitheiligkeit bald nicht mehr wahrzunehmen ist. — Die Partie vor dem hellen Hinterrande der Scheibe ist besonders verdickt und ebenfalls durch eine Einkerbung jederseits in zwei Abschnitte getheilt. Aus den beiden seitlichen dieser vier Wärzchen (Fig. 5 *d*) entstehen die Scheiden, aus den der Mittellinie des Bauches zunächstliegenden (Fig. 5 *e*) bildet sich der hintere mit den Scheiden nicht verwachsene Theil der Stachelrinne und aus dem zwischen *d*, *e*, *f* und dem Vorderrande der Scheibe liegenden Theile entstehen die mit einander verschmolzenen Enden der Rinne und Scheiden.

Am Hinterrande des drittletzten Leibesringes liegen dicht vor der grossen Scheibe des vorletzten zwei kleinere von länglicher Form (Fig. 5 *b*). Ihr Hinterrand ist wieder glashell, während der übrige Theil eine stärkere Wucherung der Hypodermis zeigt. Vom vorderen

Digitized by Google

Rande und zwar den einander zugekehrten Enden der beiden Scheiben ausgehend verläuft in jeder ein längliches, im Umfange drehrundes Wärzchen (Fig. 5 *h*), welches sich mehrfach krümmt, da die Scheibe schon für selbiges zu kurz sein würde, wollte es sich gerade strecken; aus ihnen bilden sich die Stechborsten. — Diese Erscheinung des Krümmens der Wärzchen, aus denen die Neubildungen hervorgehen, zeigt sich nicht allein an der Hinterleibsspitze, wo aus ihnen der Stachel entsteht, sondern auch am vorderen Ende des Körpers, so bei den Beinwärzchen. Die Chitinhaut hat sich wohl noch zu wenig von der darunter liegenden Hypodermis gelöst, als dass die Wärzchen aus ihren Scheiben, den muldenförmigen Ausbuchtungen der Hypodermis, heraus und zwischen beide genannte Hautschichten hinwegwachsen könnten.

Am hinteren Rande des viertletzten Leibesringes liegen ziemlich weit von einander entfernt die beiden Scheiben (Fig. 5 *c*), aus denen sich die bei der erwachsenen Made in ihrer Entwickelung schon vorgeschrittenen Geschlechtstheile gebildet haben. Während sich die übrigen Scheiben nach dem Innern des Thieres zu wölben, thun es diese beiden nach der entgegengesetzten Richtung, ihre Höhlung liegt also dem Innern des Körpers zu, und sie öffnen sich natürlich niemals nach aussen. In jeder dieser Scheiben sieht man von dem der Mittellinie des Bauches zugekehrten Ende ausgehend, d. h. dort angewachsen, einen langgestreckten birnförmigen Zapfen (Fig. 5 *i*) liegen, der in einen langen fadenförmigen Fortsatz ausläuft (Fig. 5 *k*). Letzterer reicht weit nach vorn, der Bauchwand dicht anliegend und trägt am vorderen Ende eine starke Verdickung, die erste Anlage der Eierstöcke. (Um die Figur nicht unnützer Weise zu vergrössern, ist der Faden nach hinten gelegt.) Es ist mir nie gelungen bei der Kleinheit des Objectes die Anlage der Geschlechtstheile in ihrem ganzen Verlaufe zusammenhängend herauszupräpariren, sondern stets riss das verdickte Ende von dem äusserst dünnen Faden ab; doch habe ich mich überzeugt, dass die Anlage, wie auch die Entwickelung der Eierstöcke dieselbe ist, wie sie Herold in seiner »Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge« schildert (Fig. 5 zeigt sämmtliche Scheiben von innen gesehen).

So finden wir die Verhältnisse bei der erwachsenen Made. Das Thier spinnt sich jetzt ein; die Brust fängt an, sich abzuschnüren, der Hinterleib behält jedoch noch die langgestreckte Walzenform, wie bei der Made. Die vorher nur kurzen, in ihren Scheiben liegenden Beinwärzchen haben sich über selbige hinweg bedeutend verlängert, in Glieder abgeschnürt und sind gegen einander und nach hinten gewachsen; ebenso haben die Fühler an Länge zugenommen. An der Hinterleibsspitze sind folgende Veränderungen vor sich gegangen: Die drei letzten Seg-

Digitized by Google

mente haben sich, besonders auf der Bauchseite, in einander geschoben, wobei die Stachel- und Geschlechtstheile näher aneinander rücken. (Fig. 6 von aussen, Fig. 7 von innen gesehen; Fig. 6 zeigt also die Blase *f*, die Drüse *m* und die Geschlechtstheile *i* nur durch die Hypodermis durchscheinend; bei Fig. 7 scheinen die äusseren Stacheltheile [*d*, *e*, *h*] durch.) Da sich die alte Madenhaut bereits gelockert hat, um bald ganz abgeworfen zu werden, so findet sich von den Scheiben nichts mehr; ihre Höhlungen haben sich wieder ausgeglättet, nur bemerkt man noch eine Verdickung der Hypodermis am Grunde der Stechborsten und Geschlechtstheile, und die Stacheltheile, besonders die Stechborsten, können jetzt ohne in ihren Scheiben eingeengt zu werden, weiter wachsen. Die Scheiden- und Rinnenwärzchen (Fig. 6 und 7 *d* und *e*) haben sich nur wenig verlängert; auch jetzt sehen wir, ebenso wie im vorigen und in den folgenden Stadien, wie sich an ihnen ein innerer Rand markirt; es ist dieses die Anwachslinie am Körper. Zwischen den beiden Rinnenwärzchen liegt die kuglige Giftblasenanlage Fig. 6 *f* (in Fig. 7 nur durch die Giftdrüse *g* durchscheinend, daher punctirt), bei der man die Verschmelzung aus den beiden Wärzchen (Fig. 5 *f*) nicht mehr wahrnehmen kann. Die beiden nach innen und hinten umgeschlagenen Wärzchen (Fig. 5 *g*), welche die Giftdrüse liefern, sind ebenfalls mit einander verschmolzen und nach hinten weit in die Länge gewachsen, so dass sie an Grösse die Blasenanlage weit übertreffen (Fig. 7 *g*); ihre bei Fig. 5 erwähnten henkelartigen Anhänge haben sich bedeutend verlängert und bogig nach vorn gekrümmt (Fig. 7 *o*). Die Giftblase besitzt noch keine Höhlung, sondern ist mit einer körnigen Masse angefüllt, ebenso wenig sieht man in der birnförmigen Giftdrüse eine Structur; beide Organe sind mit einander verwachsen, es ist jedoch letztere die nach innen und hinten gebogene Fortsetzung der ersteren. Auf der unteren Seite der Giftblase sind, vom hinteren Ende derselben aus, zwei mit ihren Spitzen sich nach den Seiten krümmende Wärzchen aufgetreten (Fig. 6 *m*), die erste Anlage der sich in die Giftblasenmündung öffnenden Drüse (Fig. 2 *r*). Während die hinteren Enden dieser beiden Wärzchen bald mit einander zu dem Stiele der Drüse verschmelzen, bleibt der vordere gekrümmte Theil frei und liefert, sich im Verhältniss zum Stiel bedeutend vergrössernd, die beiden Lappen der Drüse. Die Stechborsten (Fig. 6 und 7 *h*) haben sich nach hinten gerichtet und besitzen nur noch an der Spitze eine Biegung nach den Seiten.

Was endlich die Geschlechtstheile anbelangt, so haben sich die Imaginalscheiben derselben ebenso wie die der Stacheltheile gänzlich geglättet; die beiden langgestreckten birnförmigen Körper sind dicht an einander gerückt und mit einander an dem zugekehrten Ende ver-

Digitized by Google

schmolzen. Dieses verschmolzene, dem hinteren Rande des viertletzten Segmentes von innen angewachsene Ende zieht sich allmälig in einen gemeinschaftlichen Stiel aus, die erste Anlage des Uterus. An der Anwachsstelle am Segment (Fig. 6 *n*) ist auch die Geschlechtsöffnung entstanden. Beim erwachsenen Thier liegt sie in der weichen Verbindungshaut des viertletzten noch stark chitinisirten und des drittletzten, weichbleibenden Segmentes. Nach dem Obigen müssen wir also diese Verbindungshaut noch dem viertletzten Segmente zusprechen, als dessen hinteren weichbleibenden Rand betrachten, da die Geschlechtstheile im viertletzten Segmente entstanden, mit ihren Enden demselben angewachsen waren und nur bei der späteren Entwickelung bis an den äussersten Rand desselben rückten, doch aber wohl nicht mit ihrer Anwachsstelle und späteren Mündung über dasselbe hinausgehen können. Die Anlage der drei Eischläuche verlängert sich immer mehr, wobei der dünne Faden (Fig. 5 *k*) kürzer wird, bis endlich im ausgebildeten Puppenstadium die Eischläuche den Eileitern aufsitzen und der anfangs beide genannte Theile verbindende Faden gänzlich geschwunden ist; auf Kosten desselben haben sich eben die Eischläuche verlängert. Wie schon gesagt, sind die Stacheltheile des vor- und drittletzten Segmentes näher aneinandergerückt, um sich bald unter das sich schon jetzt mit seinem Ausschnitt markirende viertletzte Segment (Fig. 6 *l*) zu schieben.

Nach dem Verspinnen sieht man in der Coconhaut in der Aftergegend einen grossen schwarzen Fleck auftreten, der Ueberrest der Excremente. Die alte Madenhaut liegt zwar noch auf dem Körper, ist jedoch, da sie sehr bald ganz abgestossen wird, nur noch so locker mit ihm verbunden, dass sie sich in Fetzen ablösen lässt; der Hinterleib hat sich schon etwas zusammengezogen, die Brust abgeschnürt, die Beine sind lang ausgewachsen. Die Blase hat sich bedeutend verlängert, besonders am hinteren Ende, dem zukünftigen Halse (Fig. 8 *f* von aussen, Fig. 9 *f* von innen gesehen); ihre Gestalt ist fast dieselbe, wie beim ausgebildeten Thiere. Bei diesem Verlängern der Giftblase nach vorn rückt auch die Giftdrüse (Fig. 9 *g*), welche sich nicht in demselben Masse vergrössert, von der Aftergegend zurück. Das Innere der Blase fängt an sich zu höhlen und am hinteren Ende, an der Anwachsstelle am Körper, entsteht die Blasenmündung. Die in sie mündende Drüse hat bereits ihre ausgebildete Gestalt (Fig. 8 *m*), die Scheidenwärzchen (Fig. 8 *d*) sind jetzt schon dicht gegeneinander gewachsen. Die beiden Rinnenstücke (Fig. 8 *e*) berühren sich bereits mit ihren hinteren Enden, um bald ohne eine Spur zu hinterlassen zu verschmelzen. Die Stechborsten (Fig. 8 *h*) liegen auf der Rinne, diese zum grössten Theil bedeckend.

Digitized by Google

Der vordere Theil des Apparates hat sich mit seinen Segmenten unter das viertletzte gezogen, welches später äusserlich scheinbar das letzte bildet. Scheiden und Rinne sind von der ersten Anlage an dem Körper angewachsen, nur Verdickungen, oder besser, wulstförmige Ausstülpungen der Hypodermis, und schieben sich nach hinten und gegen einander vor. Während sie beim Bienenstachel in die Länge wachsen, der Hypodermis am vorderen Ende angewachsen, am hinteren ihr nur aufliegend, erheben sie sich hier nie zu diesem freien Standpuncte, sondern bleiben immer, auch bei ihrer Verlängerung, mit der Hypodermis verschmolzen.

Die Häutung ist bald nach dem geschilderten Stadium vollständig eingetreten, so dass jetzt alle Leibesanhänge frei zu Tage treten. Die Brust hat sich ganz abgeschnürt, der Hinterleib seine birnförmige Gestalt angenommen. Die Gliedmassen sind vollständig ausgebildet; die drei letzten Segmente haben sich unter das vorhergehende gezogen, kurz, das Thier sieht aus wie ein erwachsenes, ist nur noch von weisser Farbe. Die verschiedenen Stadien des Puppenlebens erkennt man nun am besten an der Färbung der Augen, indem diese zuerst anfangen sich zu bräunen und dann zu schwärzen, während der übrige Körper noch lange hell gefärbt bleibt. Je dunkler die Farbe der Augen ist, desto weiter ist das Thier im Puppenstadium vorgerückt. — In der ersten Zeit des Puppenlebens bekommt die Blase ihre vollständige Höhlung, auch bildet sich ihr ringförmiger Muskelbelag. Die übrigen mit den Chitintheilen des Apparates verbundenen und selbige dirigirenden Muskeln sind schon bei dem Uebergange zur Puppe entstanden. Die Giftdrüse, welche der Blase schon ebenso aufliegt, wie bei dem erwachsenen Thier und bisher aus einer körnigen, sonst jedoch structurlosen Masse bestand, lässt jetzt in sich die Bildung der Schläuche deutlich wahrnehmen, indem sich die körnige Masse zu diesen aneinander lagert. Die beiden langen, in die Giftdrüse mündenden Schläuche des erwachsenen Thieres (Fig. 3 *e*) kräuseln sich stärker. Der kurze Uterus hat sich verlängert, die Eischläuche haben sich immer mehr auf Kosten der sie mit den Eileitern verbindenden Fäden verlängert, so dass sie bei der Puppe diesen aufsitzen. Freilich gelingt es auch jetzt noch nicht, sie im Zusammenhange mit dem Uterus herauszupräpariren, sondern stets bleiben sie, durch Tracheen und Fettmasse an den Darm geheftet, sobald man letzteren abhebt, an ihm hängen. Unter der Puppenhaut haben die äusseren Stacheltheile schon ganz ihre einstige Form angenommen und sind mit ihren Segmenten unter das viertletzte gerückt.

In der letzten Zeit des Puppenlebens besitzt das Thier eine hellbraune Farbe. Es wirft die Cocon- und Puppenhülle von sich und be-

Digitized by Google

kommt eine dunklere Chitinbedeckung, wobei sich dann an den Seiten der letzten, weichbleibenden Segmente quadratische Platten und Winkel bilden. Freilich war die Gegend der Platten *m* und *o* (Fig. 2) schon früher durch eine wulstige Erhöhung markirt und in dieser sieht man das grosse Stigma liegen, dessen Rand viel früher chitinisirt, als die dasselbe umgebende Platte.

## Vergleichung des Formicidenstachels mit dem anderer Ameisen und der Biene.

Wenngleich sich bei Formica alle Theile des entwickelten Stachels, wie er sich z. B. bei der Biene findet, nachweisen lassen, so ist doch auf der andern Seite die Abweichung eine so bedeutende, besonders wenn wir die lange Rinne der meisten Aculeaten ins Auge fassen, dass sich Uebergänge nicht auffinden lassen, wenigstens ist mir dieses bisher nicht in dem Maasse gelungen, wie ich's wünschte, obwohl mir eine Menge der verschiedensten Ameisengattungen aus dem Berliner Museum zur Verfügung standen. Die Formica nahestehenden Gattungen haben genau denselben Stachel, wie diese, ohne erhebliche Abweichungen; bei den übrigen steht dieses Organ dem ausgebildeten Stachel der Bienen viel näher, was besonders durch die stets gut entwickelte, oft zwar sehr in die Breite gezogene Rinne bewirkt wird. Freilich giebt Lacaze-Duthiers Oecodoma cephalotes Fab. als Verbindungsglied zwischen Formica und Myrmica an, hauptsächlich der kurzen und breiten Rinne wegen, doch habe ich mich vergeblich bemüht, irgend welche Analogie zwischen ihr und Formica im Stachelbau herauszufinden. Fassen wir jedoch die vordere Partie des Stachels, oblonge Platten und Rinnenschenkel mehr ins Auge, so wird es uns gelingen, zwischen dem gut ausgebildeten Stachel einiger Gattungen, z B. Myrmica, und dem rudimentären von Formica eine, wenn auch nur hypothetische Verbindung herzustellen. Da jedoch der Stech- und Giftapparat von Myrmica schon mehrfach beschrieben ist, so wähle ich lieber Typhlopone Oraniensis Luc., welche auf den Stachel hin meines Wissens nach noch nicht untersucht ist, und auf welche wir unsere Behauptung auch noch besser stützen können.

Die Rinne (Fig. 10 *g*) ist ebenso gestaltet, wie bei den meisten übrigen Aculeaten, doch ziemlich in die Breite gezogen, stark chitinisirt und steht natürlich frei vom Körper ab, ohne mit den weichen in den Hinterleib gezogenen Segmenten verwachsen zu sein; ihr vorderer dem Körper angewachsener Rand (*g'*) ist halbkreisförmig ausgeschnitten und läuft in 2 Ohren (Hörner) aus. Dicht an der Anwachsstelle am Körper schwillt die Rinne etwas an, bläht sich auf und dieser Theil (*t*) ist das

Digitized by Google

Analogon zum Rinnenkropfe der Biene. Von ihm aus verlaufen nach vorn die dem Körper in ihrer ganzen Ausdehnung angewachsenen Rinnenschenkel, welche sehr eigenthümlich gestaltet sind, indem sie mit den oblongen Platten, oder doch wenigstens einer Verlängerung derselben nach vorn am vorderen Ende gänzlich verschmelzen. Es geht nämlich von *t* ein plattes Chitinstück *t'* aus, welches mit *t* gelenkartig verbunden ist, steigt gerade aufwärts und biegt sich dann knieförmig nach vorn (*a*); man hat jedoch diesen umgebogenen Theil (*a*) nicht mehr allein als Rinnenschenkel anzusehen, sondern er repräsentirt auch gleichzeitig das vordere Ende der oblongen Platten; er ist etwas gewölbt und am vorderen Ende (*b*) umgeschlagen, genau so, wie wir dieses beim Formicidenstachel (Fig. 2 *b*) fanden. An den beiden Längsrändern der Rinne läuft der Grat (*i*) herab; am Rinnenkropfe jedoch sehen wir ihn nicht, wie bis dahin dem stark chitinisirten Rande ansitzend, sondern von letzterem geht eine dünne, durchsichtige Haut aus, welche eben an ihrer Kante den Grat trägt; sie setzt sich nun auch auf dem Innenrande, d. h. dem der Mittellinie des Thieres zugekehrten, von *t'* und *a* fort (Fig. 10 *i*). Während ihre Breitenausdehnung am Rinnenkropfe nur eine geringe ist, nimmt sie zwischen *t'* und *a* beträchtlich zu, was ja natürlich ist, da die Stechborsten wohl eine sanfte Biegung, nie jedoch den von *a* und *t'* gebildeten Winkel machen können, da dann ihr Hin- und Herschieben auf dem Grat unmöglich wäre. So wird der Grat also nicht von dem chitinisirten Rinnenschenkel *t'*, *a* getragen, sondern von einer, den von *t'* und *a* gebildeten Winkel überspannenden Haut, die wir natürlich mit als Rinnenschenkel betrachten müssen. — In der Rinne begiebt sich von einem Grat zum andern eine weiche, muldenförmig gehöhlte Haut, welche die untere Seite der im Innern hohlen Rinne bildet; am vorderen Ende geht sie in die zwischen den beiden Rinnenschenkeln liegende Segmenthaut über. Hier (d. h. bei *g'*, an der Anwachsstelle der Rinne am Körper) communicirt also der innere, zwischen der oberen Chitinschale und der unteren weichen Haut liegende Hohlraum der Rinne mit der Körperhöhlung, und an dieser Stelle tritt daher der Hals der Giftblase und der sogenannten Schmierdrüse in den Rinnenhohlraum ein. Vom Grat an den Rinnenschenkeln (*i*) geht nun ebenfalls eine weiche Haut nach *t'* und *a* zurück und verschmilzt hier mit der zwischen den Rinnenschenkeln liegenden Segmenthaut, die Rinnenschenkel werden also, wie schon einmal hervorgehoben, nicht allein von *t'* und der inneren Längshälfte von *a* gebildet, sondern es gehört auch die weiche, nur schwach chitinisirte Doppelhaut *i* dazu. — Sollten wir da nicht schon unwillkürlich an Formica erinnert werden? doch wollen wir lieber später das Gleiche hervorheben.

Digitized by Google

Die oblongen Platten ($f'$) sind nur sehr schwach chitinisirt, besitzen jedoch einen stark chitinisirten Aussenrand $f$, der sich nach vorn begiebt, um sich mit $t'$ zu vereinigen und so in Gemeinschaft mit selbigem $a$ zu bilden; das vordere Ende von $f'$ ist mit $t'$ verwachsen Man könnte den Einwand erheben, dass $a$ nur Rinnenschenkel wäre, und die oblonge Platte sich nur mit $t'$ verbände; dieses ist jedoch aller Analogie zuwider, da wir die oblongen Platten sich stets am vordersten Ende der Rinnenschenkel einfügen sehen. — Der oblongen Platte schliessen sich nach hinten zu die Scheiden ($h$) an. Sie sind ähnlich den Scheiden des Bienenstachels, also wie der Finger eines Handschuhes gestaltet, nur am vorderen Ende dem Körper angewachsen, und hier eben steht ihre Höhlung mit der Körperhöhlung in Verbindung. Die oblonge Platte ist weiter nichts, als ihr vorderes, etwas stärker chitinisirtes Ende. Auf der der Rinne zugekehrten Seite sind sie etwas eingedrückt ($v$), so dass sie die Rinne von beiden Seiten umschliessen können; ihre Oberfläche ist mit kurzen Härchen besetzt. — Da wo sich $t'$ mit $f$ zu $a$ vereinigt, sehen wir den Winkel ($l$) eingelenkt, welchem sich die zwar mit elastischen Plättchen, doch nicht mit Widerhaken versehenen, spitz auslaufenden Stechborsten ($k$) anschliessen. Während sich sonst die Stechborsten um den Rinnenschenkel herumlegen, kreuzen sie hier die Chitinplatte $a$, ganz so, wie wir dieses bei Formica fanden, nur dass dort die Verlängerung des aus den Rinnenschenkeln und dem vorderen Theile der oblongen Platten gebildeten Chitinstückes nach vorn, über die Stechborsten hinaus, eine viel bedeutendere war. — Seitlich von den Scheiden liegt, wie bei allen von mir untersuchten Ameisen, eine grosse Chitinplatte ($m$) mit einem grossen Stigma am Hinterrande. In natürlicher Lage nimmt $m$ eine mehr aufgerichtete Stellung ein, so dass der Rand mit dem Stigma dem After zugekehrt ist und als hinterer bezeichnet werden muss. Dieser Rand schlägt sich nach innen und vorn um und geht in ein gehöhltes Chitinstück ($o$) über. Am vorderen, unteren Ende läuft letzteres in einen kurzen Stiel aus, der sich dem Winkel inserirt; am hinteren, oberen Ende verschmilzt es gänzlich mit der Platte $m$; von dieser geht ein Chitinstreifen ($n$) aus, welcher über das ganze vorletzte Rückensegment verläuft, um in die gleichnamige Platte der andern Seite überzugehen. Zwischen der Stachelrinne und den Scheiden einerseits und dem Chitinbogen ($n$) anderseits tritt das Aftersegment hindurch; von den Stücken $o$ und $n$ geht die weiche Segmenthaut nach dem oberen Rande der oblongen Platten ($f$) und dem After.

Eigenthümlich ist der innere Giftapparat bei Typhlopone gestaltet. Die kleine Blase ($r$) besteht aus einer Chitinhaut von knittrigem Ansehen, über welche sich eine zweite äussere Haut ($q$) von feinkörniger



Digitized by Google

Structur und mit feinen Ringmuskeln ausgestattet hinzieht. Auf der oberen Seite besitzt die kuglige Blase einen tiefen Eindruck und läuft nach vorn in einen dünnen, sehr langen Hals aus, welcher ziemlich in der Mitte seiner Länge etwas anschwillt (*p*). In dem Eindruck der Blase liegt eine gelbe, körnige Masse (*s*), über welche sich die Ränder der Blase hinwegbiegen, so dass sie gleichsam in einer Einfassung liegt, wie der Stein eines Ringes; sie muss wenigstens von einem Chitincanale durchzogen sein, doch habe ich diesen nicht nachweisen können. Mit ihr in Verbindung steht eine sich gabelnde Drüse (*e*). Die beiden Aeste werden von einem sehr feinen Chitincanal durchzogen, dem rund herum eine dicke Zellmasse aufsitzt, und verbinden sich an ihrem vorderen Ende zu einem kurzen gemeinsamen Stamm, der sich dann der Drüse *s* ansetzt; auch die beiden Chitincanäle vereinigen sich zu einem gemeinsamen, welcher dann wohl *s* durchlaufend in die Blase mündet. Die Giftblase mit der Drüse *e* liegt am Darm, in Fettmasse eingehüllt. Der Hals der Giftblase tritt an dem vorderen Ende der Rinne in deren Hohlraum, um bis zu dem hinteren Theil derselben zu verlaufen und dann, die weiche untere Rinnenhaut durchbrechend, in Gemeinschaft mit der zweiten Drüse (*r*) nach aussen zu münden. Nicht bildet, wie Kräpelin dieses vom Bienenstachel sagt, der Giftblasenhals die untere, weiche Rinnenwand; man sieht dieses hier, wo der Hals der Blase sehr dünn, die Rinne breit ist, recht deutlich, was weniger bei der Biene der Fall ist, wo der in die Rinne tretende Blasenhals einen beträchtlicheren Umfang im Vergleich zur Weite der Rinnenhöhlung besitzt. — Die zweite Drüse (*r*) ist von langgestreckter, eiförmiger Gestalt, liegt dicht vor den Stacheltheilen unter dem Blasenhalse und tritt ebenfalls in den Rinnenhohlraum, um neben der Oeffnung des Blasenhalses nach aussen zu münden. Sie besteht aus einem feinen Chitinsack, welcher auf seiner Oberfläche dicht neben einander gedrängte, kuglige Zellen trägt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf den Stachel von Myrmica, so sehen wir, dass er dem der Typhlopone sehr ähnlich ist, nur hat sich dort das Stück *a* (Fig. 10) noch mehr verkürzt, so dass die Stechborsten selbiges nicht mehr kreuzen, sondern sich um das Ende herumlegen können; auch sehen wir von der Rinne ein ähnliches Stück, wie *t'* ausgehen, welches sich mit dem stark chitinisirten Rande der oblongen Platten vereinigt, und auch wieder eine weiche, den Rinnengrat tragende Haut. Kräpelin[1]) dagegen lässt letztere abgestutzt endigen, ohne dass sie mit dem Stiel der oblongen Platten in Verbindung treten.

1) Diese Zeitschrift 1873, T. XV, Fig. 19 *e*.

Digitized by Google

Der stärker chitinisirte Rand *e* in seiner Figur ist das Analogon zu *t'* (Fig. 10) bei Typhlopone; nichts hat aber die Lamelle sowohl als auch ihr hinterer Chitinrand, wie Kräpelin will, mit den Hörnern der Rinne zu thun, indem letztere an der oberen Wölbung der Rinne liegen, erstere jedoch von den beiden unteren Rändern derselben ausgehen, die Verlängerung derselben nach vorn sind. — Die innern Drüsen lassen dieselben Theile erkennen, wie bei Typhlopone, nur ist der Blasenhals ein viel kürzerer. Auf der Oberseite der kugligen Blase liegt wieder, in selbige eingesunken und von den Rändern umfasst, die gelbkörnige Drüsenmasse (wie Fig. 10 *s*), mit der ebenfalls zwei Drüsenäste (wie Fig. 10 *e*) in Verbindung stehen, doch münden hier diese Aeste mehr nach dem vorderen Ende der Blase zu in selbige ein; auch findet sich eine gleiche Drüse wie *r* (Fig. 10).

Vergleichen wir jetzt die Stacheltheile bei Formica und Typhlopone, so müssen wir uns gestehen, dass die Stücke *a b* in Fig. 2 und 10 sich vollständig entsprechen, nur ist bei Typhlopone eine Verkürzung eingetreten; ebenso entsprechen sich die quadratischen Platten, die Winkel mit ihrem weit nach hinten gelegenen Ansatzpuncte an den oblongen Platten, wie auch die Stücke *f* beider Figuren, wenngleich diese bei Formica sehr verlängert erscheinen. Denken wir uns nun die beiden seitlichen Theile des Rinnenbügels (Fig. 2 *g*) bei Formica bis zur Drehungsstelle *t* verschmolzen, wobei sie sich selbstverständlich vom Körper loslösen müssen, so erhalten wir die entwickelte Rinne der Typhlopone; natürlich wird hierbei das Stück der Rinne, welches zwischen der Drehungs- und der Abzweigungsstelle von der Platte *a* liegt, von letzterer weggebogen und der Mittellinie des Bauches zugekehrt; dieses Chitinstück des Formicidenstachels ist aber kein anderes, als *t'* bei Typhlopone. So erklärt sich der Winkel, welchen hier *t'* und *a* machen, wie auch die Verbreiterung der weichen, den Grat tragenden Haut *i*, welche wir auch bei Formica das Rinnenstück begleitend vorfanden. Bei der Verschmelzung der beiden Hälften der Rinne und der damit verbundenen Abbiegung des Stückes *t'* von *a* entstand natürlich ein grösserer Raum für die Scheiden, und so finden wir sie bei Typhlopone an der Basis viel breiter, als bei Formica, wo sie von zwei dicht nebeneinander liegenden Chitinleisten (Fig. 2 *f* und *t*) eingeengt werden, und neben dem starken Rande *f* eine, wenn auch nur sehr schwach chitinisirte oblonge Platte *f'* abscheiden, welche derjenigen des Bienenstachels schon nahe kommt, während bei Formica eigentlich nur der stärker chitinisirte Rand der oblongen Platte (Fig. 2 *d* und *f*) zur Geltung kam. Der Ansatzpunct von *t'* an den Rinnenkropf *t* ist natürlich analog dem Drehungspuncte *t* (Fig. 2). Die Anordnung der Platten *m*



Digitized by Google

und *o* ist bei allen Ameisen, wenigstens so weit meine Beobachtungen reichen, dieselbe. Natürlich wird die Rinne, besonders die langausgezogene, nicht allein durch Verschmelzen der beiden seitlichen Stücke des Rinnenbügels, sondern auch durch Verlängerung nach hinten entstanden sein, wobei die Ansatzpuncte der Muskeln nach vorn rückten; ebenso haben sich die Scheiden verlängert und am hinteren Theile vom Körper losgelöst. — Wir sehen das bei Typhlopone und Myrmica entwickelte Chitinstück *t'* bei anderen Ameisengattungen immer mehr schwinden, die Lamelle *i* an Breite abnehmen und gelangen so zu dem Stachel der meisten Aculeaten (z. B. der Biene).

Der innere Giftapparat zeigt bei allen dreien der Untersuchung unterworfenen Thieren dieselbe Zusammensetzung, während jedoch die der Blase auflagernde Drüse bei Formica (Fig. 3 *b*) im Innern ein Gewirr von Schläuchen beherbergt, welche in der gelbkörnigen Masse der Drüse verlaufen, findet sich bei den beiden andern Thieren zwar die gelbkörnige Masse, doch wohl nur von einem dünnen Chitinrohr, der Fortsetzung des inneren Canales der beiden Gabeläste (Fig. 10 *e*) durchzogen. Wir müssen wohl annehmen, dass die Drüse hier auf einem tieferen Standpuncte der nachembryonalen Entwickelung stehen geblieben ist, wie sie sich bei Formica während des ersten Puppenlebens (Fig. 9 *g*) zeigt. Bei der Biene endlich ist sie zu einem langen, frei abstehenden Giftschlauche geworden. Die Drüse *e* (Fig. 10 und 3), wie auch die gleichnamige Drüse bei Myrmica ist jedenfalls analog den beiden Aesten am vorderen Ende der Giftdrüse der Biene, doch während sie da durch einen langen, vor der Blase liegenden Schlauch, welcher jedoch derselben Function, der Giftausscheidung dient, mit der Blase verbunden werden, thut es bei Formica ein sich auf der oberen Seite der Blase zusammenknäulender, verästelter Schlauch, bei Myrmica und Typhlopone dagegen eine körnige Drüsenmasse, welche wohl nur von einem Chitincanale durchzogen wird; ich halte also den Giftschlauch der Biene von der Vereinigung der beiden Gabeläste bis zur Einmündung in die Blase, das Gewirr von Schläuchen bei Formica und die gelbkörnige Drüsenmasse bei Myrmica und Typhlopone für morphologisch gleiche Gebilde. — Was die zweite Drüse Fig. 2 und 10 *r*, welche sich auch bei Myrmica findet, anbelangt, so ist sie analog der sogenannten Schmierdrüse des Bienenstachels; doch hat sie wohl nicht, wie bereits Meinert [1]) ausgesprochen, die Function, durch ausgeschiedene Fettmassen die Reibung der Chitintheile gegen einander abzuschwächen [2]), wenigstens nicht

1) Kongl. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter 5 Boekke naturv. Afd. V Bind. 1860.

2) cf. Kräpelin, diese Zeitschrift 1873.

Digitized by Google

beim Formicidenstachel, da ihre Dimensionen im Vergleich zu den winzigen Chitintheilen zu gross sind; sie sondert wohl ein Secret aus, das mit dem aus der Giftblase kommenden gemischt werden muss, um den Giftstoff zu liefern. Jedenfalls findet sie sich bei allen Aculeaten.

Nach diesen Betrachtungen möchte ich die Behauptung aufstellen, dass der Formicidenstachel kein verkümmertes Organ ist, sondern ein, auf der niedrigsten Stufe der Entwickelung stehen gebliebenes, aus dem der ausgebildete Stachel hervorging, wir es also nicht mit einem Rückschritt, sondern mit einem primitiven Organe zu thun haben. — Die vier Anhangsgebilde des vorletzten Segmentes sind wohl als zwei gespaltene Gliedmassen zu betrachten; je mehr sich nun der Stachel in einer Gattung ausgebildet hat, desto weiter ist auch die Spaltung vorgeschritten, und so finden wir beim gut entwickelten Stachel nur das vorderste Ende der Rinnenschenkel und oblongen Platten mit einander verbunden, bei Formica dagegen den grössten Theil. — Was die Verschmelzung der beiden Anhangswärzchen, aus denen sich die Rinne bildet, anbelangt, so vereinigen sich bei Apis mellifica während der nachembryonalen Entwickelung zuerst die beiden Spitzen und dann erst der übrige Theil bis zum Anfange der Rinnenschenkel; bei Formica verschmelzen nur die beiden Spitzen der Rinnenwärzchen miteinander, der übrige Theil bleibt getrennt; den Grund hiervon müssen wir, wie bereits anfangs gesagt, in der grossen Giftdrüse und deren breiter Ausmündung suchen, welche in einer engen Stachelrinne keinen Raum finden würde. So schliesse ich ferner, dass die ersten Hymenoptera aculeata zwar mit einem grossen Giftapparate, jedoch mit einem wenig entwickelten Stachel, ähnlich dem der Formica, versehen waren, denn ein so complicirtes Organ, wie der Stachel der Biene z. B., braucht wohl lange Zeiten, um zu seiner jetzigen Vollkommenheit zu gelangen; bis zu dieser Ausbildung jedoch war eine grosse Giftdrüse und Blase nöthig, sollte der Angriff des Thieres von einer Wirkung begleitet sein. Aus dieser Zeit schreibt sich wohl auch die Gewohnheit her, statt mit dem Stachel, mit den Kiefern zu verwunden, was wir bei Formica noch heute finden.

### Bisher erschienene Arbeiten über den Formicidenstachel.

Es ist durchaus nicht meine Absicht, behaupten zu wollen, dass obige Beschreibung des Stachels der Formiciden in allen Einzelheiten unumstösslich richtig sei; dazu ist das Object ein zu kleines und die Beobachtung eine zu schwierige, besonders wenn man es mit Formica rufa, an der diese Untersuchungen gemacht sind, zu thun hat. Dennoch bin ich überzeugt, die Hauptpuncte richtig aufgefasst zu haben. Jedoch

Digitized by Google

ist es nöthig, dass wir auf die früheren mir bekannten Arbeiten eingehen. — Was die KRÄPELIN'sche Schilderung [1]) anbelangt, so stimme ich mit selbiger nicht in allen Puncten überein, wie schon ersichtlich sein wird, wenn man die beiderseitigen Figuren vergleicht. Dieser Beobachter hat hauptsächlich sein Augenmerk auf die Hymenopteren mit ausgebildetem Stachel gerichtet; daher ist es wohl zu entschuldigen, dass er einige Theile des Giftapparates der Formiciden übersehen oder falsch gedeutet hat. — Die Chitinplatte Fig. 2 *m* betrachtet er als Rudiment des letzten, durch ein grosses Stigma characterisirten Rückensegmentes. Vom letzten Segmente kann nicht die Rede sein, da dieses bei den erwachsenen Hymenopteren nur durch die Afteröffnung und deren umgebende weiche Wülste repräsentirt wird; auch gehört die quadratische Platte, wie wohl ausgemacht, nie dem letzten Segmente an, dieses Stück liegt aber über ihr, oder besser, noch mehr nach vorn. Den quadratischen Platten legt er eine stabförmige Gestalt bei; so erscheinen sie nur, wenn sie auf hoher Kante stehen, welche Lage sie im natürlichen Zustande zwar meistens einnehmen. Als Stachelscheiden sieht KRÄPELIN nur das gebogene Chitinstück (Fig. 2 *f*) an, welches, wie wir gesehen haben, nur den oberen Rand derselben bildet; die eigentlichen Scheiden, wenigstens das hintere Ende derselben, hält er für die Ausmündung der Giftblase und rudimentären Rinne; ich habe jedoch oftmals ein Haar in den Blasenhals durch die von mir beschriebene Oeffnung geschoben. Von den Stechborsten scheint er anzunehmen, dass sie dem Körper der Länge nach angewachsen sind, was auch daraus hervorgeht, dass er sie nur mit den Schenkeln der Stechborsten vergleicht. Da wir gesehen haben, dass die vom Körper abstehenden Stechborsten hier ebenso, wie beim Bienenstachel der Rinne aufliegen, und letztere, weil sie dem Körper der ganzen Länge nach angewachsen ist, von KRÄPELIN nur als Rinnenschenkel bezeichnet wird, so würde daraus folgen, dass bei Formica die Stechborsten mit den Rinnenschenkeln durch Grat und Nuth verbunden sind. Die Analogie lässt diese Deutung wohl nicht zu, und wir sind auch aus diesem Grunde gezwungen, das Chitinstück mit seiner häutigen Verbreiterung nach unten nicht allein als Rinnenbögen, sondern auch als Rinne aufzufassen, obwohl es auf seiner ganzen Länge mit dem Körper verwachsen ist. — Es spricht dieses offenbar für meine Auffassung, dass Rinne und Rinnenschenkel (Bögen) als ihrer Entwickelung nach zusammengehörige Stücke sind [2]), d. h. dass beide aus zwei Anhangswärzchen entstehen, und während der vordere

1) Diese Zeitschrift 1873.
2) cf. diese Zeitschrift Bd. XXV.

Digitized by Google

Theil dieser bei der Biene mit dem Segmente verwächst und die Rinnenschenkel abgiebt, liefert der hintere, freibleibende, die Rinne selbst. Hier nun sehen wir die Verwachsung sich auf dieses ganze Rinnengebilde ausdehnen. KRÄPELIN jedoch nimmt beim Bienenstachel an, die Wärzchen liefern nur die Rinne, die Bögen, der dem Körper angewachsene Theil des ganzen Rinnengebildes, entstehen als gesonderte Stücke in der Segmenthaut. Wie sollten wir hiernach dieses Gebilde bei Formica auffassen, da es mit dem Körper der ganzen Länge nach verwachsen ist und doch die Stechborsten trägt? Wie ich glaube ist es zur Genüge erwiesen, wobin sich auch LACAZE ausspricht, dass das vordere Ende Rinnenschenkel, das hintere die Rinne selbst vorstellt. Bei der Beschreibung der Giftblase stimmen unsere beiderseitigen Beobachtungen ziemlich überein, nur lässt sie KRÄPELIN, wie bereits erwähnt, zwischen den hinteren Enden der Scheiden ausmünden, während wir gesehen haben, dass sie sich vor der Rinne öffnet. Diese Vorstellung bewog ihn dann wohl auch, die hinteren, vom Körper abstehenden Enden der Scheiden als rudimentäre Rinne aufzufassen. Drüse *e* und *r*, wie auch den häutigen Rand der Rinne hat er übersehen.

Vor KRÄPELIN schon hat LACAZE-DUTHIERS [1]) den Stachel der Formiciden untersucht. Er hält das breite paarige Chitinstück (Fig. 2 *a*) für oblonge Platten und Rinnenschenkel, das halbkreisförmig gebogene für die Rinne und, ebenfalls mit meinen Beobachtungen übereinstimmend, den vorderen Theil der Stechborsten für deren Schenkel, den hinteren für die eigentlichen Stechborsten, er nennt sie ausdrücklich: »frei« (vom Körper abstehend). Die Giftblase lässt er ebenso, wie ich, vor dem bogenförmigen Rinnenstück sich nach aussen öffnen. Vor der Giftblase sieht man (Pl. 3) eine sich am vorderen Ende gabelnde Drüse; sie stellt jedenfalls die grosse zweilappige Drüse Fig. 2 *r* vor; im Text wird ihrer nicht gedacht; die Drüsen Fig. 3 *b* und *e* hat er weder abgebildet noch beschrieben, da er sich ausschliesslich den Chitintheilen des Stachels zuwandte. Daher erklärt es sich auch, dass er weder des häutigen Theiles der Rinne, noch der weichen Scheiden Erwähnung thut und ebenso, wie KRÄPELIN nur die Chitinleiste Fig. 2 *f* für die Scheiden hält. Die Platte *m* (Fig. 2) lässt LACAZE sich dem Winkel anfügen und nennt sie quadratische Platte, von dem halbmondförmigen Stück (Fig. 2 *o*), welches KRÄPELIN ebenso, wie ich, als quadratische Platte auffasst, spricht er bei Formica sonderbarer Weise gar nicht, obwohl er es bei Oecodoma darstellt und beschreibt. Es ist also das häutige Scheidenstück (Fig. 2 *h*) von KRÄPELIN falsch gedeutet, von LACAZE ganz übersehen,

1) Annales des sciences nat. zoolog. 1850.

Digitized by Google

der häutige Theil der Rinne, wie auch dessen Verbindung mit den Stechborsten von beiden nicht beachtet. Obwohl Lacaze in seinen Untersuchungen nur die stärker chitinisirten Stücke berücksichtigt hat, so ist doch der Scharfsinn zu bewundern, mit dem er die gleichwerthigen Theile der verschiedenen Stacheleinrichtungen (ich denke besonders an Formica), auch ohne die Verbindung von Rinne und Stechborsten constatirt und ohne die Entwickelungsgeschichte befragt zu haben, herausfand, und obwohl Kräpelin die von Lacaze »versuchte Reduction« der Theile des Formicidenstachels »in vieler Beziehung als eine verfehlte« bezeichnet, so stimmen die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit den Lacaze'schen viel besser überein, als mit den Kräpelin'schen. Die Zurückführung der einzelnen Stücke des Stachels und der Legescheide auf die Segmenttheile freilich, wie sie Lacaze versucht, bleibt nicht stichhaltig, wenn man die Entwickelung zu Hülfe nimmt, aber ohne diese ist eine Deutung auch unmöglich. Es ist zwar richtig, die quadratischen Platten und Winkel als Segmentstücke, Scheiden und Stechborsten als Anhänge anzusehen, nicht jedoch die Rinne als Basaltheil dieses veränderten Leibesringes. Zum grossen Theil stützt Lacaze-Duthiers diese letzte Behauptung auf die dem Körper gänzlich angewachsene Rinne der Formiciden, doch haben wir ja gesehen, dass auch sie aus zwei Anhangswärzchen entsteht, welche zwar auch während der Entwickelung mit ihrer oberen Seite dem Körper angewachsen sind, sonst jedoch ganz und gar Gestalt und Wesen der gleichwerthigen, mit dem Körper nicht verwachsenen Wärzchen der Biene z. B. besitzen. Auch will Lacaze-Duthiers die Stechborsten als Anhangsgebilde desselben Leibesringes betrachten, wie dieses deutlich aus seinen idealen Figuren (1850. Pl. 2. Fig. 6—9) und deren Besprechung hervorgeht, während sie doch, wie die Entwickelung lehrt, dem vorhergehenden entsprossen.

Die inneren Theile des Giftapparates hat Meinert ausführlich behandelt[1]). Er beschreibt dieselben Einrichtungen, wie wir sie oben besprochen, nur sagt er auffälliger Weise, Formica habe keinen Stachel. Derselben Ansicht ist Forel[2]). Den feineren Zellenbau der Giftdrüsen, wie ihn Meinert schildert, habe ich nicht ermitteln können, da ich meine Untersuchungen nur an Spiritusobjecten anstellte. — Kürzere Angaben über die Giftdrüsen finden sich bei Meckel und Leydig[3]).

1) Kongl. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter 5 Boekke naturv. Afd. V Bind 1860.

2) Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften 1874. Les fourmis de la Suisse.

3) Archiv für Anatomie, Physiologie u. wissensch. Medicin v. J. Müller. 1846 u. 1859.

Digitized by Google

Obwohl nicht zu unserem Thema gehörig, so möchte ich doch als vorläufige Mittheilung der rudimentären Flügel bei den Arbeitern der Ameisen Erwähnung thun. Angeregt durch DARWIN's »Entstehung der Arten«, bemühte ich mich, Rudimente dieser abhanden gekommenen Gliedmassen aufzufinden. Lange war mein Suchen vergeblich, denn an den Imagines liess sich nichts entdecken, was mit einem Flügelstummel auch nur die geringste Aehnlichkeit hatte, bis ich endlich bei den erwachsenen Larven der Formica rufa zwar sehr kleine, doch noch deutlich ausgesprochene Imaginalscheiben an den Seiten der beiden letzten Brustringe da vorfand, wo sich auch sonst bei den Hymenopteren die Flügelscheiben bilden. Während des Puppenlebens verkümmern diese rudimentären Flügel noch mehr, und man sieht schliesslich bei dem erwachsenen Insect nichts mehr, als 2 unter dem mittleren grossen Bruststigma gelegene, stärker chitinisirte Puncte jederseits; diese Gebilde sind jedoch so schwach, dass wohl niemand selbige als den Ueberrest der Flügel ansprechen wird, hat er nicht ihre Entstehung und Entwickelung beobachtet. — Ebenso habe ich die Flügelscheiben bei Myrmica gesehen. — Es lässt sich erwarten, dass die zwar bei den Larven angelegten, doch nicht zur Entwickelung gelangenden Flügel auch bei vielen der übrigen flügellosen Imagines nachgewiesen werden können und ebenso andere nicht mehr kenntliche Gliedmassen, wie die Augen der blinden Insecten.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXVI.

Fig. 1—9 von Formica rufa.

Fig. 1. Hinterleibsende; *d* Rücken-, *d'* Bauchschuppe des letzten chitinisirten Segmentes; die dahinterliegenden, weichen *c*, *b*, *a* mit der Geschlechtsöffnung bei *c'*, der Afteröffnung bei *a* und dem Stachel auf der Bauchseite sind durch Druck herausgepresst.

Fig. 2. Der Stachel mit einem Theil der Drüsen. *a* breite Chitinplatte, verschmolzen aus dem vorderen Ende der oblongen Platte und dem Rinnenschenkel; *b* deren vorderes umgeschlagenes Ende. *t* und *g* chitinisirter Theil der Stachelrinne, *i* häutiger Theil derselben. *f* chitinisirter Aussenrand der Stachelscheiden; *h* häutiger Theil derselben; *v* und *u* deren Höhlung. *l* Winkel. *k* Stechborste. *m* chitinisirte Seitenplatte des vorletzten Segmentes; *n* Verlängerung des oberen Randes von *m*. *o* unter *m* liegende quadratische Platte. *e* letztgenannte Stücke mit dem Stachel, dem After, den vorderen und oberen Körpertheilen verbindende, äussere Segmenthaut. *p* hinterer Theil der Giftblase. *q* Giftblasenöffnung. *r* grosse Drüse;

Digitized by Google

*s* deren blasenförmige Erweiterung. Der häutige Theil der Rinne (*i*) nur auf einer Seite gezeichnet. Der hintere Theil der Drüse *r* mit ihrer Blase *s* und der hintere Theil des Giftblasenhalses sind schwächer schattirt, als die davorliegenden Partien, da sie nur durch die Segmenthaut *e'*, welche die beiden seitlichen Theile des Stachels verbindet, durchscheinen.

Fig. 3. Der Stachel mit seinen Drüsen und den verkümmerten weiblichen Geschlechtstheilen. Der Hals der Giftblase *a* ist durchschnitten, die obere Seite der Blase mit der auflagernden Giftdrüse *b* nach unten gelegt. *e* Anhangsdrüse von *b*. *d* Uterus. *d'* Eileiter. *c* Eiröhren.

Fig. 4. Schematische Darstellung der Muskeln des Stachels, von innen gesehen.

Fig. 5—9. Entwickelung des Stachels und seiner Drüsen. *e* Rinnen-, *d* Scheiden-, *h* Stechborstenwärzchen. *f* Entwickelungsstadien der Giftblase, *g* der Giftdrüse, *o* der Drüse *e* (Fig. 3), *m* der Drüse *r* (Fig. 2). Fig. 5 *a*, *b*, *c* drei Paar Imaginalscheiben, aus denen sich der Stech- und Geschlechtsapparat entwickeln, *i* und *k* hinteres Ende der jugendlichen Geschlechtstheile. Fig. 6 *l* hinterer Rand des viertletzten Segmentes, welches bei der Imago das letzte chitinisirte bildet. Bei *n* die Geschlechtsöffnung. Fig. 5 von der erwachsenen Larve, von innen gesehen. Fig. 6 und 7 aus dem Uebergangsstadium zur Puppe, Fig. 6 von aussen, Fig. 7 von innen gesehen. Fig. 8 und 9 von der ausgebildeten Puppe. Fig. 8 von aussen, Fig. 9 von innen gesehen.

Fig. 10. Stachel und Giftapparat von Typhlopone Oraniensis Luc. Der dünne Blasenhals ist wieder durchschnitten, die obere Seite der Blase *r*, *q* mit der Giftdrüse *e*, *s* nach unten gelegt, *g*, *g'*, *t*, *t'* chitinisirte Stachelrinne, *i* deren häutiger Theil, *i'* Rinnengrat. *h* Scheiden, *v* deren Höhlung, *f* und *f'* oblonge Platte. *a* und *b* vorderes verschmolzenes Ende der oblongen Platten und der Rinnenschenkel. *l* Winkel. *k* Stechborsten. *m* chitinisirte Seitenplatte des vorletzten Segmentes. *o* darunterliegende quadratische Platte. *n* Verlängerung von *m*, welche sich über den Rücken des vorletzten, sonst weichen Segmentes legt, um in das gleichnamige Stück der andern Seite überzugehen. *p* Anschwellung des Blasenhalses. *r* in den Stachel mündende, grosse Drüse (sollte in Text und Tafel anders bezeichnet werden, da *r* bereits vergeben ist).

Fig. 11. Schematischer Durchschnitt des Stachels bei *a* (Fig. 2); die Buchstaben *a*, *e*, *e'* und *i* entsprechen denen in Fig. 2; *i'* Rinnengrat, *i''* die von *i'* herabsteigende innere Rinnenhaut, welche in die zwischen den beiden seitlichen Theilen des Stachels liegende Segmenthaut *e'* übergeht.

Fig. 12. Schematischer Durchschnitt des Stachels hinter *t* (Fig. 2); die Buchstaben entsprechen denen in Fig. 2 und 11, *i''* ist jedoch hier die hintere Wand der Blasenmündung.

Fig. 13. Schematischer Durchschnitt der quadratischen Platte *o* mit dem darüberliegenden chitinisirten Seitentheil (*m*) des vorletzten Segmentes; zwischen beiden die Trachee. *e* Segmenthaut.

Digitized by Google

# Neomenia und Chaetoderma.

Von

Dr. **Ludwig Graff,**
Privatdocent an der Universität München.

---

**Mit 2 Holzschnitten.**

---

Kurz nach Publication meiner »Anatomie des Chaetoderma nitidulum Lovén«[1]) erschienen jene allgemeines Aufsehen erregende Mittheilungen T. Tullberg's über Neomenia[2]) und liessen den Wunsch, dieses merkwürdige Thier aus eigener Anschauung kennen zu lernen, in mir um so lebhafter werden, je klarer ich sofort erkennen musste, dass dasselbe der nächste Verwandte des Chaetoderma sei.

Herr Professor S. Lovén hatte die grosse Güte, meiner Bitte um ein Exemplar derselben zu willfahren und Herr Professor G. O. Sars war so freundlich mich mit einigen Chaetoderma-Exemplaren zu versehen, so dass ich gleichzeitig mit der Untersuchung der Neomenia den Versuch machen konnte, einige von den Lücken auszufüllen, die ich in meiner Arbeit über Chaetoderma hatte lassen müssen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, diesen beiden Herren, sowie auch Herrn Professor C. Möbius, der mir das von ihm untersuchte[3]) Chaetoderma zur Verfügung stellte, meinen tiefsten Dank auch an dieser Stelle auszudrücken.

## 1. Neomenia carinata Tullberg.

Epidermis. Wie Tullberg (p. 5) angiebt, ist die Oberfläche der Haut mit kleinen warzenförmigen Erhebungen bedeckt, zwischen wel-

1) Diese Zeitschrift, Bd. XXVI, p. 166—192, Taf. XI—XIII, 1876.

2) Bihang till k. Svenska Akad. Handlingar. Band 3. Nr. 13. Stockholm 1875. Mit 2 Taf.

3) Jahresberichte d. Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel. II. u. III. Jahrg. 1875. p. 157. Taf. III. Fig. 6—12.

Digitized by Google

chen die Stacheln eingebettet sind. Diese Warzen präsentiren sich am deutlichsten an der stachellosen einziehbaren Spitze des Oesophagus und verlieren sich alsbald nach hinten mit der Zunahme der Stacheln. Diese stecken anfangs als kurze dünne Stäbchen oder Nadeln spärlich zwischen den Warzen (Tullberg's Fig. 23) und sind nur am Rückenkiel etwas verbreitert, ohne jedoch schon die lancettspitzenartige Verbreiterung des freien Endes zu besitzen, die von Tullberg für die rückenständigen Stacheln angegeben wird. Eine solche (Tullberg's Fig. 17—19) findet man erst in der Gegend des oberen Schlundganglions, von wo an der Rückenkiel ausschliesslich Lanzenstacheln, der übrige Körper drehrunde schwach gebogene Nadeln trägt, die gegen die Bauchseite an Länge allmälig zunehmen. An der seitlichen Abdachung des Rückenkieles findet man Zwischenformen in Gestalt flächenhaft comprimirter, am freien Ende nur wenig verbreiterter Stacheln. Es stecken diese Stacheln dichtgedrängt mit $^1/_2$—$^2/_3$ ihrer Länge in der Haut und zwar am tiefsten die Lanzenstacheln, von denen blos die Lanzenspitze frei vorragt, während die Nadeln der Bauchseite mindestens die Hälfte ihrer Länge herausstrecken.

Die Dicke der Epidermis beträgt am Vorderende 0,008 Mm. um nach hinten bis zu 0,07 Mm. zuzunehmen. Es kommt diese Zunahme lediglich auf Rechnung der chitinösen Cuticula, in welcher die Stacheln stecken und deren Mächtigkeit mit der Zahl der Stacheln bis 0,065 Mm. zunimmt. Man kann sich davon leicht an Stellen überzeugen, wo sie sich sammt den Stacheln von der darunter liegenden Matrix, dem Epithel abgehoben hat. Es ist dieses von braunen und gelben Pigmentkörnchen erfüllt und liess an dem mir vorliegenden Exemplar die Zellgrenzen nicht mehr erkennen. Nur die in dichter Reihe die innere Grenze der Epidermis bildenden Zellkerne erschienen deutlich sichtbar. — Ganz anders präsentirt sich die Epidermis in der Bauchfurche. Der Verlauf derselben ist im Allgemeinen aus Tullberg's Fig. 6 ersichtlich, ebenso bemerkt derselbe, dass sie mit einer verticalen Einsenkung beginnt. Im Grunde dieser Einsenkung befindet sich nun jederseits eine weite Tasche, welche den vor dem unteren Schlundganglienpaar gelegenen Theil der Leibeshöhle einengt. Die eigentliche Furche ist an dem mir vorliegenden Exemplar anfangs ganz flach und ihr Epithel in zehn Längsfalten gelegt, die, von ungleichem Querschnitt, in der Höhe zwischen 0,04 und 0,084 Mm. schwanken. In der Gegend der unteren Schlundganglien vertieft sich die Furche beträchtlich und stellt auf den Durchschnitten einen länglichen 0,39 Mm. tiefen und 0,26 Mm. breiten Raum dar, der mittelst eines schmalen Spalts nach aussen mündet. Nach dem Hinterende zu nimmt die Tiefe der Bauchfurche allmälig ab: in der Leibesmitte beträgt sie noch 0,26,

Digitized by Google

in der Nähe des Afters nur mehr 0,15 Mm. Dagegen bleibt die Breite fast constant bis zur Mitte, um gegen das Hinterende bis auf 0,26 Mm. zuzunehmen. Daraus folgt, dass der Querschnitt des Lumens der Bauchfurche anfangs senkrecht oval, dann rundlich und schliesslich queroval erscheint. Die am Hinterende erfolgende Verflachung der Bauchfurche ist an dem vorliegenden Exemplare um so deutlicher, als hier die Breite des Spaltes mittelst dessen die Furche nach aussen communicirt nach hinten ebenfalls zunimmt.

Die, wie erwähnt, Anfangs unregelmässigen Längsfalten der Bauchfurche gruppiren sich nach Vertiefung der Furche ganz symmetrisch. Und zwar ziehen drei Hauptfalten die ganze Furche entlang: eine vom Grund senkrecht herabhängende 0,15—0,19 Mm. lange Mittelfalte und das etwas kürzere, zunächst der Mittelfalte gelegene erste Seitenfaltenpaar. Daneben findet sich noch, in ihrer Ausbildung der Weite der Bauchfurche entsprechend, eine Anzahl schmaler accessorischer Falten — in der Mitte der Körperlänge drei Paare. Von diesen unterscheiden sich die Hauptfalten durch eine viel beträchtlichere Dicke, was davon herrührt, dass in dieselben reichliche Bindesubstanz eindringt, welche die beiden Hautlamellen jeder Falte so auseinandertreibt, dass ihr Querschnitt die Form einer Lanze erhält.

Durch Tullberg wurde bereits hervorgehoben, dass die Bauchfurche in ihrem ganzen Verlaufe der Stacheln entbehrt. Ihre Epithelauskleidung ist am Furchenrande mit einer scharfen Grenze von dem Epithel des übrigen Körpers abgesetzt, sowohl durch die bedeutendere Höhe (0,008 Mm.) der schönen Cylinderzellen als auch namentlich dadurch, dass diese durchwegs einen dichten Besatz fast ebenso langer Flimmerhaare tragen.

Die flimmernde Bauchfurche schlägt sich nicht in den After um, sondern schliesst unmittelbar vor diesem ab und ist durch ein schmales Band der bestachelten Epidermis von dem, wie wir sehen werden, ebenfalls flimmernden Epithel des Rectums getrennt.

Cutis, Hautmuskelschlauch, bindegewebige Ausfüllungsmasse. Die von Tullberg p. 5 beschriebene mächtige Bindesubstanzlage, welche nach innen die Epidermis begrenzt, glaube ich als Cutis ansprechen zu dürfen und die in dieselbe eingebetteten Muskelfasern dem aufgelösten und mit der Cutis verquickten Hautmuskelschlauch, der bei dem nächstverwandten Chaetoderma noch als geschlossene Schicht erscheint, homologisiren zu können.

Die Cutis zeigt eine homogene Grundmasse von knorpliger Consistenz mit zahlreichen in dieselbe eingelagerten verästelten und runden äusserst kleinen Zellen, die von Tullberg bereits beschrieben und abge-

Digitized by Google

bildet (Fig. 24—27) wurden. Sie ist durchzogen von vielen feineren und stärkeren ramificirten Canälen, die TULLBERG als Blutgefässe bezeichnet. Ebenderselbe hat auch die starke Ringfaserschicht, welche die Begrenzung der Cutis nach innen bildet, sowie die bauchständigen geschlossenen Längsmuskelbänder beschrieben, welche in die Ringmuskelschicht eingelagert sind. Ich kann hinzufügen, dass letztere von der Cutis nicht scharf abgesetzt erscheint, sondern sich nach aussen allmälig in dieselbe verliert. Ebenso finde ich unmittelbar unter der Epidermis einige Kreistouren von Muskelfasern gebildet, ohne dass dieselben jedoch an irgend einer Stelle des Körpers eine geschlossene Schicht darstellten. Von Längsmuskeln finde ich ausser den erwähnten zu Seiten der Bauchfurche gelegenen Bändern eine sehr grosse Menge einzelner Fasern durch die ganze Grundsubstanz der Cutis zerstreut. Um das complicirte Bild, das ein Querschnitt durch diese bietet, zu vollenden, strahlen alle die kräftigen radialen Muskelbündel, welche an dem Darmtractus inserirt die Leibeshöhle durchsetzen, in die Cutis aus und desgleichen auch die Muskelfasern, welche das bauchständige horizontale Septum zusammensetzen, durch welches die Leibeshöhle in zwei übereinandergelegene Räume getheilt wird. —

Die merkwürdige Uebereinstimmung im Baue zwischen der Bindesubstanz der Cutis von Neomenia und dem Gallertgewebe der Acephalen, wie es uns durch KOLLMANN's Untersuchungen [1]) bekannt geworden ist, fiel auch diesem sofort bei Betrachtung meiner Präparate auf. Ihre grösste Mächtigkeit erreicht die Cutis am Rücken, wo die Rückenleiste ganz ausschliesslich von ihr gebildet wird um dann an den Seiten des Körpers bis an den Rand der Bauchfurche herabzusteigen. Hier aber wird sie unterbrochen, indem blos die innere Ringfaserschicht über das Epithel der Furche hinwegstreicht, im übrigen aber an dieses eine zweite, von der eben besprochenen deutlich unterschiedene Form der Bindesubstanz als stützende Unterlage herantritt.

Es ist dies die allgemeine Ausfüllungsmasse der Leibeshöhle, wo ihre Grundsubstanz ein zartes Maschenwerk mit Lücken der verschiedensten Grösse und Gestalt bildet oder in Form zusammenhängender dünner Membranen, Muskeln, Darmcanal und Nervensystem umspinnt. Die zahlreichen zelligen Elemente erfüllen theils als »Rundzellen« die Maschenräume, theils liegen sie in mehr unregelmässigen Bildungen (ähnlich den von KOLLMANN Fig. 4, 7 und 10 abgebildeten) dem Balkenwerk an. Dieses ist durch seine Zartheit ebenso wie dadurch ausgezeichnet, dass es meist wie mit feinen Körnchen bestreut erscheint.

1) KOLLMANN, »Die Bindesubstanz der Acephalen«. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII, p. 558—603, Taf. XXXVI u. XXXVII.

Digitized by Google

Dass diese nachgiebige Ausfüllungsmasse, wie wir der Kürze halber die eben beschriebene Form der Bindesubstanz nennen wollen, an das Epithel der Bauchfurche herantritt, ermöglicht diesem die von Tullberg an lebenden Neomenien beobachtete Lageveränderung bei Oeffnung und Schliessung der Furche. Denn das Cutisgewebe wäre bei seinem resistenten Gefüge einer solchen Nachgiebigkeit nicht fähig. Dafür ist das letztere das eigentliche Stützgewebe für den ganzen Körper und bedingt die derbe Festigkeit desselben. Nur an jenen Stellen, wo eine Verschiebung der Haut und Faltenbildung statthat, so an dem ein- und ausstülpbaren Vorder- und Hinterende des Körpers verliert die Cutis ihre knorplige Consistenz und löst sich auf in ein Netzwerk starker Balken, die ziemlich regelmässige rundliche Lücken zwischen sich lassen. Von den Balken der »Ausfüllungsmasse« unterscheiden sich diese jedoch leicht durch ihre Derbheit und ihr starkes Lichtbrechungsvermögen.

Noch wären einige Worte über die Lücken im Cutisgewebe zu sagen. Es haben dieselben eine Weite von 0,01 bis 0,03 Mm. und enthalten rundliche Zellen von 0,005—0,009 Mm. Durchmesser mit deutlichem Kern und Kernkörperchen. Namentlich die grösseren Canäle sind von solchen Zellen ganz erfüllt (s. Tullberg's Fig. 22 *i* und 28). Doch kann ich diese nicht von den Rundzellen unterscheiden, welche sowohl in der Grundsubstanz der Cutis eingeschlossen, als in den Maschenräumen der Ausfüllungsmasse in grosser Zahl vorkommen. Tullberg erklärt sie für Blutkörperchen und spricht demnach die Lücken als ein Blutgefässsystem an, das wahrscheinlich mit dem bauchständigen Sinus communicire. Ich bemerke hier ausdrücklich, dass keinerlei Epithel diese Lücken auskleidet, wenn auch hin und wieder durch anlagernde Zellen ein solcher Anschein entstehen mag.

Darmtractus. Tullberg unterscheidet an dem Darmcanal der Neomenia drei Abschnitte: Pharynx, Magen und Rectum, welche in der That sowohl in ihren gröberen Formverhältnissen als dem feineren Baue nach deutlich zu unterscheiden sind.

Das Lumen des Pharynx zeigt Längsfalten, welche die Regelmässigkeit ihrer Gestalt und Anordnung nur am Munde und an der Uebergangsstelle in den Magen verläugnen. Ansonst finden wir sie im vordersten Dritttheil sehr schmal und lang (bis zu 0,26 Mm.), um sie im letzten Drittel des Pharynx bis auf 0,09 Mm. Höhe herabsinken zu sehen, wodann sie eigentlich blosse Längswülste darstellen, die mit verbreitertem freiem Ende in das Lumen hineinragen. Gebildet werden die Falten von einem Epithel 0,008 Mm. hoher und etwa 0,004 Mm. breiter Cylinderzellen, deren freie Fläche bedeckt ist von einer 0,002 Mm.

Digitized by Google

dicken, gelblichen Chitin-Cuticula. Unmittelbar unter diesem Epithel, dasselbe auf allen Faltungen begleitend, findet man eine continuirliche Lage von Längsmuskelfasern, die jedoch nicht in einfacher geschlossenen Schicht zusammengedrängt sind. Nach aussen von diesen Längsfasern umkreist den Pharynx die starke Ringmuskelschicht, ohne aber in die Falten einzudringen. Sie schwillt am Vorder- und Hinterende zu je einem kräftigen, im Querschnitt 0,18 Mm. dicken Sphincter an. Zwischen den beiden Sphincteren nimmt die Dicke der Ringmuskelschicht von vorn nach hinten allmälig ab, so dass ihre Dicke unmittelbar vor dem hinteren Sphincter nur mehr 0,02 Mm. beträgt, wodurch natürlich der letztere nur um so deutlicher in die Augen springt. Der Contraction der beiden Sphincteren verdanken die Falten des Ein- und Ausganges des Pharynx wohl ihre Unregelmässigkeit und speciell die Falten des Hinterendes sind bei dem mir vorliegenden Exemplare mit ihren Flächen so aneinandergepresst, dass ein vollständiger Verschluss gegen den darauffolgenden Magen hergestellt ist. Die Dilatation des Pharynx wird reichlich ermöglicht sein durch radiale Muskelbündel, die in so grosser Zahl vorhanden sind, dass sie den Raum zwischen Pharyngealrohr und Cutisgewebe fast ganz erfüllen. Sie fallen hier auf als starke, compacte Faserbündel mit eigenthümlich quergefalteter Oberfläche. Es rührt dieses Aussehen her von den Querfaltungen der feinen Bindesubstanzmembranen, welche den in der Leibeshöhle gelegenen Theil der Muskelbündel umhüllen, ähnlich wie ich dies von Chaetoderma (l. c. Fig. 28) gezeichnet habe und wie es auch TULLBERG einmal an einer anderen Stelle des Körpers bemerkt hat (TULLBERG, p. 9, Fig. 38). —

Es verschwindet demnach das quergefaltete Aussehen der Radialmuskeln bei ihrem Eintritt in die Cutis einer-, und die Ringmuskellage des Pharynx andererseits, wo die Bündel sich in ihre einzelnen divergirend ausstrahlenden Fasern auflösen, welche bis an die Epidermis, resp. das Pharynxepithel herantreten und namentlich zahlreich bis in die Spitze der Längsfalten dieses letzteren eindringen.

Der Beginn des Magens ist gekennzeichnet durch Verschwinden der Cuticularauskleidung und das Auftreten niedriger, kleiner, von bräunlichen Körnchen erfüllter Zellen an Stelle der hohen Cylinderzellen des Pharynx. Dieses Magenepithel beginnt gleich hinter dem zweiten Sphincter und trägt die ganze Länge des Magens hindurch einen verschieden starken Belag jener, von mir auch am Magenepithel von Chaetoderma (l. c. p. 179, Fig. 32, Taf. XIII) vorgefundenen »Schleimkugeln«. Dieser Abschnitt des Darmcanales ist so sehr ausgeweitet, dass er der Cutis dicht anliegt und entbehrt durchaus der radialen Muskelzüge, welche als Dilatatoren und Aufhängebänder für den Pharynx eine so

Digitized by Google

grosse Bedeutung haben. Das Magenlumen weist zweierlei Faltensysteme auf. Das eine besteht aus den, auch von Tullberg beschriebenen (Fig. 6 und 7, *l*) seitlichen Querfalten, die so gewaltig entwickelt sind (in der Mitte ihrer Länge beträgt die Höhe einer solchen Falte 0,8 Mm.), dass sie auch dem unbewaffneten Auge nicht entgehen können. Ihre Form ist im Allgemeinen die eines Halbmondes und sie stehen einander in der Weise paarig gegenüber, dass zwischen ihren freien Rändern nur ein schlitzförmiger Durchgang bestehen bleibt. Diese seitlichen Falten oder Klappen tragen das beschriebene characteristische Magenepithel und sind paarweise durch eine in ihr freies Ende eingebettete Gruppe von Ringmuskelfasern verbunden. Doch sind je zwei gegenüberliegende Falten keineswegs in continuirlichem Zusammenhang, indem sie in der Mittellinie oben und unten einen schmalen Längsstreifen frei lassen, der von dem zweiten, dem System der Längsfalten eingenommen wird. Diese sind von geringer Höhe (höchstens 0,05 Mm.) und wechselnder Form und zeichnen sich dadurch aus, dass sie besetzt sind mit einem deutlichen Cylinderepithel, dessen freie Fläche ein dichtes Kleid von langen, die Höhe der Zellen um mehr als das doppelte überragenden Flimmerhaaren trägt. Da der ganze Magenraum durch die seitlichen Faltenpaare in eine Reihe von hintereinanderliegenden Kammern getheilt erscheint, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Contraction der Ringmuskeln einen zeitweiligen Abschluss der einzelnen Kammern von einander ermöglichen werde und es hat die ganze Einrichtung höchstwahrscheinlich den Zweck durch von vorn nach hinten fortschreitenden Verschluss der Klappen, bei gleichzeitiger Contraction des ganzen Körpers den Mageninhalt nach hinten zu befördern — ein Vorgang, der sich bei vielen Würmern in dieser Weise vollzieht.

Das hintere Ende des Magens verengert sich (s. Tullberg's Fig. 6, *f*) trichterförmig zum Rectum, indem die Magenfalten immer niederer werden und schliesslich ganz verschwinden. Der Beginn des Rectums ist damit bezeichnet, dass die Magenzellen ersetzt werden durch ein in niederen Längsfalten aufgewulstetes Cylinderepithelium, von dem ich jedoch nicht mit Sicherheit angeben kann, ob es in seiner ganzen Ausdehnung flimmert. Jedenfalls scheinen die obere und untere Flimmerfurth sich auch in diesen Abschnitt des Darmcanales fortzusetzen. Der Endabschnitt des Rectums ist wieder erweitert (Tullberg Fig. 6), und giebt so den sehr beträchtlich erhöhten Längsfalten Raum, deren Bekleidung mit langen Flimmern unverkennbar ist. Diese Analfalten sind von gleichmässiger Dicke und das Cylinderepithel jeder Faltenfläche ist durch je eine dünne Muskellage gestützt, welche getrennt werden durch



Digitized by Google

eingeschobene spärliche Bindesubstanz. Jede Falte trägt auf ihren beiden Flächen über 20, ihrer freien Kante parallel laufende Leistchen, so dass sie längsgerieft erscheint. Diese Tendenz zur Flächenvergrösserung im Zusammenhalte mit der Beflimmerung veranlasst mich den Endabschnitt des Rectums als Analkieme in Anspruch zu nehmen. Ich bin dazu umsomehr veranlasst, als ich die von Tullberg p. 9 beschriebenen, neben dem Rectum gelegenen paarigen Organe (»lateral glands«) über die ich leider nichts wesentlich neues hinzuzufügen vermag, für Hoden halte.

Blutsinus. Wie bereits oben erwähnt, findet man auf Querschnitten in einiger Entfernung oberhalb der Bauchfurche ein horizontales Dach, gebildet aus von einer Seite des Körpers zur andern ziehenden Muskelfasern — das Septum. Es trennt dasselbe die Leibeshöhle in zwei übereinandergelegene Räume, einen grossen oberen, den Darmcanal enthaltenden und einen weit kleineren unteren Raum. Auf Tullberg's Fig. 7 vermisst man zwar die Darstellung des Septums, dagegen sind alle Organe, welche in den von ihm überdachten unteren Leibesraum zu liegen kommen, richtig eingezeichnet. Es sind dies: zu äusserst beiderseits die Unterschlundganglien mit den Bauchnervenstämmen, dann nach innen von diesen zwei starke Muskelbündel, welche durch die ganze Länge des Körpers hinziehen und in der Mitte zwischen den Muskeln ein Hohlraum, der Blutsinus. Derselbe beginnt unmittelbar vor den Unterschlundganglien mit weiter, 0,3 Mm. hohen und 0,2 Mm. breiten Oeffnung, um sich jedoch sehr rasch trichterförmig zu verengern, so dass er zwischen den beiden Ganglien im Querschnitt einen schmalen aufrechten Spalt darstellt. Das Lumen des Sinus wird dann rundlich und in der Gegend seiner grössten Ausdehnung — etwa in der Mitte der Körperlänge — queroval mit einem Querdurchmesser von 0,2 und einer Höhe von 0,14 Mm. Nach hinten verengert sich der Sinus wieder und verschwindet schliesslich vor Beginn der Analkieme. Die Wandung des Sinus wird hergestellt durch membranöse Verbreiterung der, Nervenstämme und Muskelbündel in ihrer gegenseitigen Lage haltenden Bindesubstanz. Ich bemerke dies darum, weil es mir an einzelnen Stellen schien, als ob ein besonderes Epithel vorhanden wäre. Doch überzeugte ich mich bei Vergleichung einer grösseren Anzahl von Schnitten, dass dies ein Trugbild sei, hervorgerufen durch die zahlreichen, der Wand anliegenden und überdies auch zu Häufchen geballt im Blutsinus vorkommenden Zellen — die demnach als Blutzellen oder Blutkörperchen zu bezeichnen wären. Es sind letztere der Mehrzahl nach kleine runde oder rundliche helle Zellen von 0,014 bis höchstens 0,06 Mm. Durchmesser mit einem 0,005 Mm. grossen, der Wand der Zelle meist nahegerückten bläschenartigen Kern. Diese Form hat

Digitized by Google

Tullberg in Fig. 28 abgebildet und sie findet sich ebenso in den Canälen der Cutis wie in der Leibeshöhle in grosser Zahl. Daneben aber fand ich, namentlich massenhaft im vorderen trichterförmigen Anfangstheil des Sinus spindelförmige, an beiden Enden zugespitzte helle Körper von 0,04—0,06 Mm. Länge und 0,02—0,026 Mm. Durchmesser in der Mitte. Jede dieser Spindeln enthielt in eine Reihe gestellt zwei bis vier runde Körperchen von 0,008—0,01 Mm. Durchmesser, welch letztere dadurch, dass sie je einen kleinen Kern von kaum 0,0018 Mm. Grösse beherbergten, den kleinsten freien Blutzellen sehr glichen.

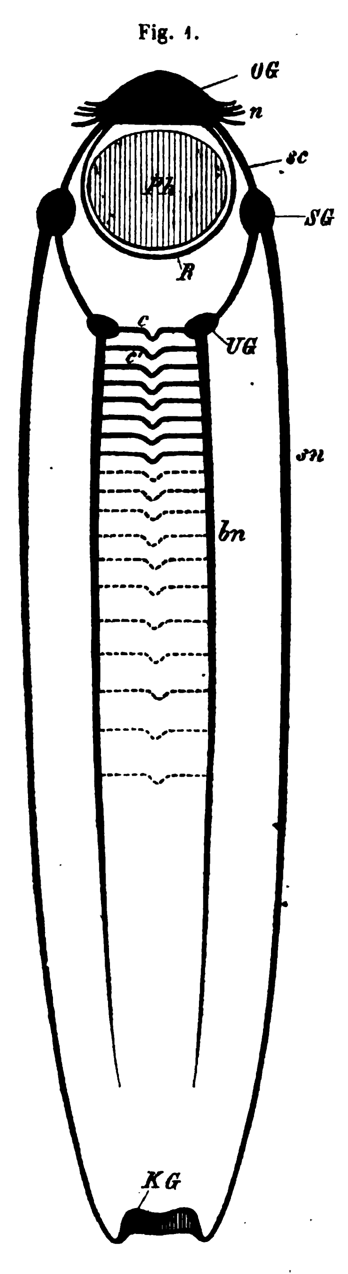
Noch wären zwei Eigenthümlichkeiten des Blutsinus zu erwähnen. Zunächst seine Wandung betreffend ist zu bemerken, dass dieselbe nicht glatt verläuft, sondern wie es scheint in unregelmässigen Abständen in das Lumen vorspringende mondsichelförmige Falten bildet. An diesen Falten wird man unzweifelhaft gewahr, dass die Sinuswand structurlos ist. Eine zweite Eigenthümlichkeit wird gegeben durch zarte feine Fasern, welche von einer Seite zur andern das Lumen durchsetzen, einzeln oder sich zu mehreren spinnengewebeartig durchkreuzend und mit einander anastomosirend. Bisweilen erscheinen diese Fädchen wie mit feinen Körnchen bestreut, und es kleben Blutkörperchen an denselben. Die Unregelmässigkeit dieser Bildung scheint mir fast darauf hinzuweisen, dass man es hier mit geronnenen Schleimfäden zu thun habe. — Ueber die eigenartige, aus einer Anhäufung rundlicher zelliger Elemente bestehende Masse (Tullberg, p. 6), welche, zwischen den Bauchnervenstämmen und dem Blutsinus gelegen, die beiden Längsmuskelbündel in ihrem ganzen Verlaufe einhüllt, kann ich keine weiteren Angaben machen.

N e r v e n s y s t e m. Hinsichtlich des Nervensystems bin ich in der Lage, einige wesentliche Ergänzungen zu Tullberg's Darstellung geben zu können. Das ovale obere Schlundganglion lässt äusserlich keinerlei Andeutung einer Zweitheilung erkennen: sein Durchschnitt zeigt eine unten flache, oben, und zwar in der Mitte, am stärksten gewölbte Masse. Dagegen bietet sich eine solche Duplicität im feineren Bau, indem jederseits von dem oberen First eine starke Anhäufung von Ganglienzellen sich befindet, welche sich dicht an der Oberseite haltend, gegen die Seiten hin an Mächtigkeit abnimmt. Ebenso findet sich an der Unterseite eine Anhäufung von Ganglienzellen. Doch ist dieselbe am mächtigsten in der Mittellinie, wo sie sich bis etwa in die Mitte des Querschnittes hinaufzieht, um sich gegen die Seitenränder in schmaler Schicht auszubreiten. Der Kern des oberen Schlundganglions wird gebildet von fibrillärer Substanz, welche die Basis der rechts und links abgehenden Nervenstämme verbindet. Solcher Nerven gehen nach Tullberg jeder-



Digitized by Google

Fig. 1.




seits mindestens sechs ab, doch gestatten mir meine Präparate nur von zwei Paar derselben hinsichtlich des Verlaufes bestimmte Angaben. Das eine Paar vermittelt, etwas schief nach hinten und unten herabsteigend, die Verbindung des oberen mit den beiden Unterschlundganglien und stellt so, da die letzteren durch eine von Tullberg (Fig. 12) ganz richtig gezeichnete Commissur verbunden sind, den Schlundring her. Ein zweites Nervenpaar bildet dagegen innerhalb des Umkreises des eigentlichen Schlundrings einen secundären Ring, indem es der Wand des Pharynx dicht anliegend herunter steigt und sich unterhalb desselben vereinigt, ohne auf seinem Verlaufe irgend welche ganglióse Anschwellung darzubieten. Es erhellt dieses Verhältniss am besten aus dem beigegebenen Holzschnitt Fig. 1, der ein Schema für das Nervensystem der Neomenia carinata darstellt. Aus diesem ersieht man aber auch, dass die den Schlundring bildenden seitlichen Commissuren (*sc*) nicht wie Tullberg angiebt einfach bleiben, sondern dass sie in der Mitte ihrer Länge, jederseits vom Pharynx zu mächtigen kugligen Ganglien (*SG*) anschwellen, welche durch Anhäufung von Ganglienzellen eine, die Unterschlundganglien weit überragende Grösse erreichen.

Von diesen seitlichen Ganglien und nicht wie Tullberg

Fig. 1. Schema des Nervensystems der Neomenia carinata Tullb. — Die zweifelhaften Stellen sind nicht ausgefüllt. *OG* oberes, *SG* seitliches, *UG* unteres Ganglion, *KG* Kiemenganglion, *R* secundärer Nervenring, *sc* seitliche, *c* untere Commissur des Schlundrings, *c'* Commissuren der ventralen Längsstämme *bn*, *sn* laterale Längsnervenstämme, *Ph* Pharynx-Durchschnitt.

Digitized by Google

vermuthet, vom oberen Schlundganglion, gehen die Seitennervenstämme (*sn*) ab. Diese erstrecken sich weiter nach rückwärts als die beiden Bauchnerven (*bn*). Diese werden nämlich allgemach dünner und verschwinden schliesslich in der Gegend des Rectums, während die Seitennerven höchst wahrscheinlich — mit voller Gewissheit kann ich diese Angabe bei der mangelhaften Erhaltung meines kärglichen Materials nicht machen — vor Beginn der Analkieme sich dorsalwärts wenden, anschwellen und in ähnlicher Weise zu einem »Kiemenganglion« (*KG*) verschmelzen, wie dies bei Chaetoderma mit allen vier Längsnerven der Fall ist.

Von den Bauchnervenstämmen sagt Tullberg, p. 6: »Wheter any of these branches pass over from the one nerve-trunk to the other, I cannot with certainly say, though I think I could sometimes discern such to be the case«. Hierzu bemerke ich, dass ich auf das bestimmteste zahlreiche solche Commissuren gesehen habe. Unter dem Pharynx allein sind es mindestens sieben, die Zahl derselben im weiteren Verlaufe kann ich nicht bestimmen, doch sind unzweifelhaft auch weiter nach hinten welche vorhanden. Diese Quercommissuren sind kaum dünner als die Commissur zwischen den beiden Unterschlundganglien und zeigen ebenso wie diese letztere eine Einknickung in der Mitte. Es kommt diese Einknickung stets auf den Grund des Blutsinus zu liegen, welcher demnach von den Commissuren der Bauchnerven durchbohrt wird.

Betreffs des feineren Baues sehen wir ebenso wie in den ganglionären Anschwellungen auch in den Nervenstämmen die Ganglienzellen zu äusserst gelegen, die fibrilläre Substanz umschliessend. Sie sind von rundlicher unregelmässiger Form und oft mit Ausläufern versehen in den Ganglien, wogegen sie in den Nervenstämmen einen einschichtigen Belag etwas abgeplatteter gleichmässiger Zellen mit grossen runden Kernen und Kernkörperchen darstellen. Hierselbst giebt der Ganglienzellenbelag oft das Bild eines regelmässigen Epithels polygonaler Zellen. Zu äusserst werden die Nerven, wie schon Tullberg bemerkt, von einer feinen structurlosen Nervenscheide umhüllt.

Nach Tullberg (p. 7) verläuft jeder Längsnervenstamm in einem besonderen Canal, den er für ein Blutgefäss zu halten geneigt ist. In der That liegen dieselben überall frei in einer freien Spielraum gewährenden Lücke. Es scheint mir diese freie Lage der lebhaften Contractionsfähigkeit des ganzen Körpers angepasst, wie ich denn bei meinem stark contrahirten Exemplare keinen Nervenstamm straff ausgespannt, sondern alle in ihren zugehörigen Canälen vielfach geschlängelt vorge-

Digitized by Google

funden habe. Auf dieses selbe Moment ist wohl auch die Einknickung der Commissuren der Bauchnerven zurückzuführen, die sich bei energischer Schliessung der Bauchfurchenränder und dadurch bedingter tieferer Einwölbung des Grundes der Bauchfurche jedenfalls ausgleichen wird — ein Effect, der um so leichter erreicht werden kann, als die Einknickung ganz frei im Bauchsinus gelagert ist.

Ueber den oviduct (»ovary« TULLBERG's) sowie die bereits oben berührten »lateral glands« habe ich keine mir wesentlich scheinende neue Befunde mitzutheilen.

## 2. Neomenia und Chaetoderma.

Die Kenntniss des merkwürdigen Baues der genannten Thiere hat erst den Schlüssel geliefert zu einer befriedigenden phylogenetischen Ableitung der Mollusken, und es ist v. IHERING's Verdienst dies zuerst erkannt und den Versuch gemacht zu haben, die Verwandtschaftsverhältnisse dieser beiden Thiere festzustellen[1]. Die Ueberzeugung, dass v. IHERING's Raisonnement, soweit es unsere Thiere betrifft, im grossen Ganzen richtig ist, hat sich bei mir wesentlich gefestigt durch die Untersuchung der Neomenia und namentlich auch durch abermalige Vornahme des Chaetoderma, indem die erneute Untersuchung dieses letzteren die Beweise für die innige Verwandtschaft der beiden genannten Formen vermehrte. Hierher gehört vor allem, dass es mir gelungen ist, auch bei Chaetoderma den Schlundring aufzufinden. Die Unterschlundganglien sind kleiner als bei Neomenia, haben aber dieselbe Form. Dagegen sind die, dieselben mit den oberen Schlundganglien verbindenden seitlichen Commissuren verhältnissmässig viel feiner und zeigen keinerlei Anschwellung. Die Homologa der bei Neomenia in ihren Verlauf eingeschalteten Ganglien werden wohl in den seitlichen Anschwellungen der bei Chaetoderma viel grösseren supraösophagealen Ganglienmasse zu suchen sein. Quercommissuren zwischen den ventralen Nervenstämmen habe ich auch jetzt keine finden können.

Eine zweite wichtige Thatsache ist das Vorhandensein einer rudimentären Bauchfurche bei Chaetoderma. Dieselbe ist von mir das erste mal übersehen worden, war aber auch an einem von jener Untersuchung aufbewahrten Präparate unzweifelhaft zu erkennen. Es findet sich

1) H. VON IHERING, »Versuch eines natürlichen Systems der Mollusken«. Jahrb. d. deutschen malakozool. Ges. 1876, p. 27 ff. und »Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken«. Leipzig, W. Engelmann, 1877, Fol., p. 41 ff.

Digitized by Google

nämlich auf der Unterseite des Schwanztheiles von Chaetoderma — jedoch blos dieses — eine kurze nach innen vorspringende Hautfalte, die stachellos ist. Sie ist äusserlich darum nicht zu erkennen, weil die beiden Wände der höchstens 0,04 Mm. tiefen Falte einander dicht anliegen (siehe den Holzschnitt Fig. 2 *f*) und demnach die Continuität des äusseren Stachelkleides nicht unterbrochen wird. Aber an Querschnitten ist dieselbe auch daran unzweifelhaft zu erkennen, dass die sie zusammensetzenden Epithelzellen etwas höher sind und sich in Carmin viel lebhafter färben, als die der übrigen Epidermis.

So wichtig diese Merkmale sind, so ist es doch kaum zweifelhaft, dass trotz derselben die wahre Stellung des Chaetoderma nicht erkannt worden wäre, ohne Auffindung der Neomenia, und dass es wohl daran gethan war nicht sofort weitausgreifende Speculationen an die Kenntniss des ersteren zu knüpfen. Jetzt erscheint uns der Bau des Chaetoderma in ganz anderem Lichte und wir erkennen in Neomenia und Chaetoderma Modificationen einer sehr alten Urform, von denen die letztere näher den Würmern, die erstere näher den Mollusken anknüpft. Und zwar lassen sich für diese Auffassung nicht blos die v. Ihering angeführten organologischen und topographischen Charactere anführen, sondern auch die Histologie liefert dafür bemerkenswerthe Belege. Bei ersterer ein intacter Hautmuskelschlauch, scharf geschieden von der Bindesubstanz, und diese letztere zwar durch ihre Form und Menge auffallend, aber doch ähnlich gebaut, wie bei den meisten übrigen Würmern. Bei Neomenia zwei Formen von Bindesubstanz, die eine nicht abweichend von der gewöhnlichen Bindesubstanz der Würmer, die zweite aber mit den Fasern des vollständig aufgelösten Hautmuskelschlauches auf das innigste verquickt zu einem Gewebe, das ohne Analogon bei den Würmern dasteht und dagegen im höchsten Grade characteristisch ist für die typischen Mollusken — so sehr, dass man Kollmann's Beschreibung des Gallertgewebes der Acephalen (z. B. p. 572 des Gallertgewebes der Darmleiste von Anodonta) wörtlich auf dieses peripherische Gewebe der Neomenia anwenden könnte.

Fig. 2.

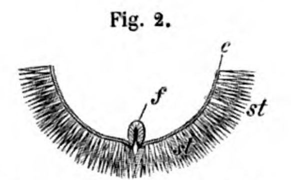



Fig. 2. Chaetoderma nitidulum, Epithel *e* und Stachelkleid *st*, rudimentäre Bauchfurche *f*.

---

In wie weit sich die in diesen Zeilen niedergelegten Thatsachen für die Phylogenie der Mollusken im speciellen verwerthen lassen, muss ich jenen zur Entscheidung anheimstellen, denen ausgedehnte eigene Unter-

Digitized by Google

suchungen über das Nervensystem der Mollusken zu Gebote stehen. Ich habe mir nur um der Wichtigkeit der beiden besprochenen Thiere willen erlaubt, diese wenigen Daten den Fachgenossen vorzulegen, und glaubte mich auch aus dem Grunde weitergehender Folgerungen enthalten zu sollen, weil uns für die allernächste Zukunft die Freude bevorsteht, sowohl über Chaetoderma als über Neomenia von nordischen, über reiches Material verfügenden Forschern ausführliche Monographien zu erhalten.

Digitized by Google

# Zur Berichtigung und Abwehr

von

Prof. Dr. C. Claus in Wien.

In dem Vorwort zu seiner Abhandlung über Eibildung der Daphnoiden (diese Zeitschr. Bd. XXVIII, 1. und 2. Heft), hat es Herr August Weismann für passend erachtet, einige auf meine Polyphemidenarbeit bezügliche Bemerkungen vorauszuschicken, die ich umsoweniger unbeantwortet lassen darf, als man durch die gerade nicht freundschaftlichen Worte zu der Annahme gedrängt wird, als ob ich eine mir vertrauensvoll gewährte Kenntniss von Herrn Weismann's Untersuchungen dazu benutzt hätte, mich auf das gleiche Arbeitsfeld zu werfen und den sich so lange verzögernden Publicationen des genannten Autors durch vorläufige Mittheilungen zuvorzukommen. Einer solchen Verdächtigung gegenüber, die ich nur mit Entrüstung zurückweisen kann, sehe ich mich veranlasst, das Sachverhältniss in Nachfolgendem klar zu legen.

Wenn Herr Weismann zunächst die Behauptung aufstellt, als sei ich ihm auf das von ihm gewählte Arbeitsfeld gefolgt, so wird Jeder, welcher von meinen Crustaceenschriften Kenntniss besitzt und insbesondere die mit dem Jahre 1872 begonnenen Publicationen über Phyllopoden gelesen hat, die Auffassung des Herrn Weismann als Ausdruck seiner starken Imaginationsgabe aufnehmen. Es ist geradezu eine Umkehrung des Sachverhaltes, die keiner weiteren Erörterung bedarf. Ich betrachtete auch mit vollem Rechte das Verhältniss im entgegengesetzten Sinne, als ich im Jahre 1874 die Schrift des Herrn Weismann über Leptodora erhielt, und in einem Briefe an den Verfasser jener Abhandlung meiner Freude besonderen Ausdruck gab, dass wir uns nun auf gleichem Gebiete begegnet seien. Schon damals unterliess ich es nicht Herrn Weismann mitzutheilen, dass ich mich mit Daphniden beschäftigt, und auch Beobachtungen über den Geschlechtsapparat derselben (Sida) gemacht habe.

Meine eigenen Untersuchungen über Eibildung der Daphniden

Digitized by Google

waren schon längst und zwar angeregt durch v. Siebold's Mittheilungen über Apus-Ei begonnen, und als ich Weismann's Arbeit über Leptodora erhielt, lagen mir bereits eine Reihe von Aufzeichnungen über Sida und insbesondere über Daphnia Atkinsoni (similis), die ich im Frühjahr 1873 von Professor Brauer in Wien zum näheren Studium erhalten hatte, vor.

Was mir nun Herr Weismann in seinen »freundschaftlichen Briefen« über seine bevorstehenden Daphnidenpublicationen mittheilte, besagte eben nicht mehr und nicht weniger, als dass er über Daphniden Untersuchungen vorhabe und gab, wie der unten wörtlich aufgeführte [1]) Auszug sämmtlicher bezüglichen Stellen beweist, auch nicht den entferntesten

1) In dem Briefe vom 10. December 1874 schrieb mir Herr Weismann. »Von Sida wollte ich sagen, dass ich deren Eibildung ebenfalls studirt habe, und — wie Sie — glaubte, etwas Neues damit gefunden zu haben. Den ganzen Sommer über plagte ich mich mit den Daphniden ab und fand denselben Modus der Eibildung wie bei Leptodora bei Sida, Daphnella, Latona, Daphnia (mehrere Arten), Bythotrephes, Bosmina, Lynceus etc. Als ich aber am Schluss des Sommers endlich die Abhandlung von Müller erhielt (Fortplantingshistorie), bemerkte ich zu meinem Aerger, dass derselbe die meisten dieser Thatsachen bereits kannte, wenn er sie allerdings auch nur bei einigen Gattungen ausführlicher begründet. Es scheint dies aber nicht nur mir, sondern allen deutschen Forschern entgangen zu sein, so dass ich die Absicht habe, trotzdem seiner Zeit eine Zusammenstellung meiner Beobachtungen zu geben. Was nützt es, wenn Einer in chinesischer Sprache neue Thatsachen veröffentlicht? und ist das Dänische für uns viel verständlicher als Chinesisch? Ich meine überhaupt, dass es geradezu ein Unfug ist, wenn in andern Sprachen publicirt wird als in den 4 alten Cultursprachen Europas. Wir sollten uns dahin vereinigen, alle Arbeiten vollständig zu ignoriren oder wenigstens ignoriren zu dürfen, die nicht in ihnen oder im Latein geschrieben sind«. Und Angesichts einer solchen Aeusserung macht Herr Weismann in seiner Abhandlung pag. 97 mir den unwahren Vorwurf des bewussten Ignorirens der Müller'schen Arbeit.

Am 3. Februar 1875 schrieb mir Herr Weismann: »Von meinen Arbeiten ist jetzt noch nicht viel zu sagen. Ich bin durch die Leptodora in ein recht abgedroschenes Feld geführt, und finde, dass man dabei viel Zeit aufwenden muss und doch nur sehr langsam vorwärts kommt. Auch kommen mir oft Zweifel, ob überhaupt noch viel Neues zu gewinnen ist, wenn ich allerdings auch von neuen Gesichtspuncten auszugehen glaube. Jetzt habe ich die Absicht, mir die Meeresdaphniden und vielleicht noch einiges von Crustaceen in Neapel anzusehen«. Und in dem nach langer Pause eingetroffenen Brief vom 8. Januar 1876 (dem letzten überhaupt erhaltenen) heisst es: »Ich bin jetzt in Begriff mit der Publication meiner Daphnidenarbeiten zu beginnen, von denen ich Ihnen schon früher schrieb. Zuerst kommt Neues über Leptodora, an deren Fortpflanzung ich 2 Jahre lang mir den Kopf zerbrochen habe. Sie ist aber auch mit ganz merkwürdigen Vorgängen verknüpft. Leider kann ich Ihnen die Arbeit nicht gleich nach dem Erscheinen senden, sondern wohl erst zu Ende des Jahres, wenn Theil 2 und 3 ebenfalls gedruckt sein wird«. Ich habe hiermit sämmtliche bezügliche Stellen aus den Briefen des Herrn Weismann,

Digitized by Google

Anlass zu seiner kleinlichen Beschwerdeführung. Oder glaubte Herr WEISMANN etwa, sich durch diese brieflichen Bemerkungen ein Anrecht auf das Arbeitsfeld der Daphnoiden und die Eibildung derselben mir gegenüber gesichert zu haben? War er etwa gar in dem Wahne befangen, dadurch meinen Arbeiten auf diesem Gebiete bis zur Publication der seinigen Halt und Stillstand geboten, oder mir doch wenigstens Schweigen auferlegt zu haben!

Als der letzte (oben erwähnte) Brief des Herrn WEISMANN eintraf, lag meine Daphnidenarbeit (zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandten Cladoceren, diese Zeitschrift Band XXVII), nach Text und Zeichnungen fast vollständig vor. Dieselbe infolge jener Mittheilungen zurückzuhalten, wäre höchstens durch ein Unsicherheitsgefühl motivirt gewesen, in welchem ich Herrn WEISMANN gegenüber zumal auf dem Crustaceengebiete nicht wohl befangen sein konnte. Auch bin ich Freund der selbstständigen Arbeit, nicht der Nachtreterei, deren Rolle mir vielleicht Herr WEISMANN anzuweisen gedachte, glaube sogar, dass unabhängig nebeneinander ausgeführte Arbeiten der Wissenschaft die beste Förderung bringen, und dass Coincidenz nicht nachtheilig wirkt, zumal beide Theile nachher immer noch Zeit und Gelegenheit haben, die Differenzen auszugleichen. So nahm ich keinen Anstand meine Arbeit abzusenden, umsoweniger als ich voraussehen konnte, dass sich Aufgaben und Ziele der nebeneinander über den gleichen Gegenstand Arbeitenden gar nicht vollkommen decken; ich liess mich ebensowenig beirren — die Publicationen des Herrn WEISMANN hätten sich ja noch Jahre lang verzögern können! — meine gewonnenen Anschauungen und Gesichtspuncte durch Untersuchungen der Polyphemidengruppe zu erweitern, als sich mir hierzu in Gmunden und Triest erwünschte Gelegenheit bot. Während es sich bei Herrn WEISMANN's Studien vornehmlich um Eibildung handelt, wurde in den Kreis meiner Beobachtungen der gesammte Organismus hineingezogen, ohne dass ich freilich die Untersuchung des Geschlechtsapparates hätte ausschliessen können. Indessen auf dieses Capitel verwandte ich gerade den geringsten Theil der Zeit, weil ich mir eben dachte, dass das Detail schon von Herrn WEISMANN besorgt werden würde, und nur insofern als es sich um fundamentale Beobachtungen und Beseitigung von Meinungsverschiedenheiten handelte, schenkte ich der Eibildung aufmerksame Beachtung.

die ich zum wahren Glück aufgehoben hatte, mitgetheilt und überlasse nun dem Leser jene verdächtigende Aeusserung zu beurtheilen. Der **Polyphemiden** wird, wie man sieht, in den Briefen überhaupt keiner Erwähnung gethan.

Digitized by Google

Ein Blick in meine inzwischen in den Denkschriften der k. Academie der Wissensch. erschienenen Abhandlung »zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden mit 7 Tafeln« wird Jedermann auch sofort überzeugen, dass ich ein ganz anderes Ziel vor Augen hatte als sich Herr WEISMANN steckte, und dass ich das Specialarbeitsfeld desselben über Eibildung aus den oben bemerkten Gründen nur tangirte.

Somit leuchtet die vollständige Grundlosigkeit der rein vom Zaun gebrochenen verdächtigenden Auslassung ein, die ich am wenigsten Herrn WEISMANN zugetraut hätte. Die enthaltene Insinuation aber, als habe ich mich beeilt, in einer vorläufigen Mittheilung[1]) die Resultate einer Arbeit über Polyphemiden anzukündigen, um den Vortheil zu benutzen, Einiges von dem, was ihm die Arbeit inzwischen ergeben habe, selbst zu finden, würde auch ohne Kenntnissnahme von dem dargestellten Sachverhalt keiner weiteren Zurückweisung bedürfen, da ein so ganz unbewiesener, rein in der Fiction des Autors begründeter Gefühlserguss sich von selbst richtet.

Wien, den 21. Februar 1877.

1) Herrn WEISMANN ist es im Eifer passirt, meine Anzeige als vorläufige Mittheilung aufzufassen. Um eine solche handelt es sich jedoch gar nicht, sondern um die erst am 26. October 1876 als am Tage der Vorlage der ausführlichen Abhandlung mit letzterer zugleich überreichten Inhaltsanzeige, wie sie zur Aufnahme im Anzeiger der Academie üblich ist. Hätte ich mich beeilen wollen, eine vorläufige Mittheilung in die Welt zu senden, so würde ich dies von Gmunden oder Triest aus gethan, und dann Herrn WEISMANN schon 2 Monate früher leider so unangenehm überrascht haben. Wie wenig mir an dieser Inhaltsanzeige lag, mag daraus ersehen werden, dass ich dieselbe wenige Stunden vor der Sitzung der Academie schrieb, da ich erst Tags zuvor von dem üblichen Hergang bei Uebergabe der für die Denkschriften bestimmten Abhandlungen unterrichtet, nicht einmal auf die Redaction der Anzeige die nöthige Sorgfalt verwenden konnte. Auch habe ich von derselben gar keine Separata anfertigen lassen, sondern mich mit den 6 üblichen Exemplaren begnügt, welche ich befreundeten Gelehrten übersandte. Ich legte auf diese Anzeige eben gar keinen Werth.

Digitized by Google

# Fragmentarische Bemerkungen über das Ovarium des Frosches.

Von

**Dr. Alexander Brandt,**
Privatdocent in St. Petersburg.

Mit Tafel XXVII. Fig. A—D.

Die dem gegenwärtigen kleinen Aufsatze zu Grunde liegenden Beobachtungen beziehen sich auf zwei für die morphologische Bedeutung des Froschovariums nicht unwichtige Puncte, nämlich erstens die Art und Weise wie die reifen Eier in die Peritonealhöhle gelangen, und zweitens, den ersten Ursprung der Eianlagen. Durchaus Neues enthält meine Notiz äusserst wenig, doch dürfte sie, wie ich hoffe, immerhin zur Klärung gewisser streitiger Puncte beitragen.

Swammerdam[1]) gebührt, meiner Ansicht nach, das Verdienst, die gröberen anatomischen Verhältnisse des Eierstockes, sowie namentlich auch den Uebertritt der Eier aus demselben in die Tuben, so richtig dargestellt zu haben, wie keiner vor oder nach ihm. Seinen Untersuchungen zufolge besteht ein jeder Eierstock aus einer Anzahl kleinerer, querverlaufender Säckchen. Swammerdam zählte ihrer an einigen Thieren neun; doch fand er diese Zahl nicht constant. Jedes Säckchen ist vollkommen in sich abgeschlossen, communicirt namentlich auch nicht mit den übrigen, wie sich durch Aufblasen nachweisen lässt. Die Wandungen sind so zart, dass sie leicht bersten, wenn man nur ein wenig stark bläst. Diese Angaben werden durch eine vortreffliche, instructive Abbildung (Tab. XLVII, Fig. 3) erläutert. Sie stellt ein aus-

1) Swammerdam, J., Biblia naturae. Leydae 1738. T. II. p. 796.

Digitized by Google

geschnittenes Ovarium dar, von dessen Säckchen eines durch Luft aufgebläht ist, während ein anderes durch einen Einschnitt geöffnet erscheint. An letzterem sieht man die Innenfläche mit Eiern besetzt, welche auf kurzen Stielchen sitzen. — Die Tuben und ihre freien Mündungen in die Leibeshöhle, dicht am Herzen, beschreibt der treffliche Verfasser ganz genau und tritt JACOBAEUS entgegen, welcher irrthümlicher Weise eine Communicationsöffnung zwischen dem Ovarium und dem unteren Theile der Tube annahm. Dass die Eier durch die Bauchhöhle in die Tube gelangen, indem sie gegen deren Ostium vorrücken, hat er durch directe Beobachtungen constatirt, wobei er sich nicht genug darüber verwundern kann, welch geheimnissvolle Kräfte die Eier vorwärts treiben; denn von der Flimmerbewegung wusste man ja in damaligen Zeiten noch nichts. In Bezug auf das Freiwerden der Eier erwähnt SWAMMERDAM nur ganz kurz, dass dieselben durch die Säckchen des Ovariums hindurchbrechen; doch geht aus allen seinen Angaben und Abbildungen hervor, dass sie direct in die Leibeshöhle fallen, und sich nicht etwa erst in den Höhlen der Ovarialsäckchen ansammeln: denn frei in den Ovarialsäckchen liegender Eier erwähnt er mit keinem Worte. Die ausgetretenen Eier lassen auf der Innenfläche des Ovariums jedes eine leere Hülle zurück, ähnlich denjenigen, welche man auf den Eierstöcken der Hühner nach Austritt der Dotter wahrnimmt. Diese Hüllen erscheinen platt und geschlossen, als ob sie geborsten und darauf zusammengefallen wären. SWAMMERDAM lässt sie den Blutgefässen aufsitzen und bildet sie dem entsprechend auch ab (Tab. XLVIII, Fig. 4). Endlich erwähnt er noch zu Grunde gegangener Eier, welche in der Ovarialwand zu verschwinden anfingen.

Bei RÖSEL[1]) finden wir eine Reihe schöner Figuren (Tab. VI—VIII), welche das äussere Ansehen der weiblichen Geschlechtsorgane illustriren und als werthvolle Supplemente zu den SWAMMERDAM'schen dienen können. Am meisten interessirt er sich für den Eileiter, dessen Lage und Function. Das Ovarium kommt hierbei weniger gut weg, indem über dasselbe nur kurz berichtet wird, es sei in verschiedene Lappen getheilt und bestehe aus einer zarten, fächerigen Haut. Im Uebrigen wird eines in der Laichperiode stehenden Frosches gedacht, in dessen Ovarium nur noch einige wenige Eier hangen. Beachtenswerth dürfte es ferner sein, dass RÖSEL, welcher vielfach laichende Thiere zergliederte, nirgends erwähnt, dass er jemals frei in den Höhlen der Ovarien liegende Eier gesehen habe, auch deuten seine Abbildungen keineswegs etwas dem Aehnliches an.

1) RÖSEL, A. J., Historia naturalis ranarum nostralium. 1758. Fol. p. 22 (Rana temporaria).

Digitized by Google

Im Anschluss an die beiden soeben besprochenen Autoren beschreibt auch Rathke[1]) den Eierstock als fächeriges Organ. Die Zahl der Fächer oder Zellen betrage 9—13. Mit einander communiciren sie durchaus nicht; wohl aber will Rathke für jede Kammer an ihrer Spitze, da, wo sich das Haltungsband (Mesovarium) ansetzt, eine besondere Oeffnung gefunden haben, und zwar an der nach innen (resp. bauchwärts) gekehrten Fläche dieses Bandes. »Jedoch muss ich bemerken, — fügt unser Verfasser hinzu, — dass nur im Frühjahr der soeben beschriebene Bau von mir so deutlich, als ich es anführte, gesehen worden ist: im Sommer dagegen ward ich die beschriebenen Oeffnungen, wenn ich die einzelnen Zellen des Eierstockes aufblies, niemals deutlich gewahr. Entweder es reisst im Frühlinge die Zelle an ihrem schmalen Ende wirklich ein, oder es ist im Sommer die wirklich natürliche Oeffnung so sehr zusammengezogen, dass sie ganz zu fehlen scheint«. Rathke dürfte für selbstverständlich angenommen haben, dass die reifen Eier vor ihrem Eintritt in die Leibeshöhle in die Höhle des Ovariums fallen. (Für die Urodelen behauptet Rathke das Vorhandensein einer kleinen Oeffnung am vorderen Ende des Ovariums. Wittich[2]) und Waldeyer[3]) weisen diese Angabe als Irrthum zurück.)

Eine verhältnissmässig eingehendere Beschreibung des Froschovariums verdanken wir Lereboullet[4]). Auch er bespricht ganz richtig den kammerigen Bau dieses Organs. Ueber das Lösen der Eier aber äussert er sich mit folgenden Worten: »A l'époque de leur maturité tous ces oeufs brisent leur enveloppe et tombent dans la cavité ovarienne pour être expulsés par une très-petite ouverture, que l'on dit (Rathke entre autres) située au sommet du cône de chacun des sacs, mais que nous n'avons pas pu decouvrir« (p. 56). So gross erschien also Lereboullet die Autorität Rathke's, dass er, trotz der eigenen ungünstigen Befunde, an dessen Angaben festhält.

Anders Wittich (l. c.). Dieser beruft sich zunächst auf Swammerdam, welcher beim Aufblasen der Kammern des Froschovariums doch etwaig vorhandene normale Oeffnungen hätte bemerken müssen. Ferner führt er an, dass bereits v. Baer sein Bedenken gegen die Existenz der

1) Rathke, H., Beitr. zur Geschichte der Thierwelt. III. Abth., p. 30 (in: Neueste Schr. d. Naturf. Ges. in Danzig. Bd. I, Heft 4. 1825).

2) Wittich, W. v., Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Diese Zeitschrift. Bd. IV. 1853. p. 152.

3) Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgesch. d. Sexualorgane. Leipzig 1870. 8. p. 73.

4) Lereboullet, A., Recherches s. l'Anatomie des organes génitaux d. animaux vertébrés. Nova Acta Acad. Leop. Car. T. XXIII. 1851. p. 55. pl. IV. XIV.

Digitized by Google

von RATHKE erwähnten Oeffnungen des Ovariums ausgesprochen habe. WITTICH selbst ist es nie gelungen sich durch Aufblasen des Ovariums von ihrem Vorhandensein zu überzeugen; immer konnte er, selbst bei Weibchen kurz vor der Laichzeit nur die einzelnen Kammern der Ovarien mit Luft füllen, und nie sah er die letztere durch normal ihnen zukommende Oeffnungen entweichen. Er glaubt daher, »dass den Ovarien der Frösche, ebenso wenig wie denen der Vögel und Säugethiere, eigene Ausführungsgänge zukommen, dass die Eier vielmehr nach Zerreissung des dieselben kapselartig umgebenden Peritonealüberzuges in die Bauchhöhle treten«. Diesen Schluss basirt er ferner auf die Untersuchung eines Spiritusexemplares der Salamandra maculosa. In diesem Thiere fand er reife Eier, von welchen viele noch ganz unter der Eierstockshülle lagen, während andere an feinen gefässreichen Stielchen in die Bauchhöhle hingen. Dieser Fall macht es ihm wahrscheinlich, »dass die reifen Eier mit ihrer Kapsel das Peritoneum zunächst hervortreiben und bevor letzteres platzt, mit feinen Stielen über dasselbe hervorragen«.

Aehnlich spricht sich auch LEYDIG[1]) über unseren Gegenstand aus. Er sagt nämlich: »Die Existenz jener Oeffnungen, welche früher RATHKE vom Eierstock der Batrachier beschrieb, möchte ich sehr bezweifeln; die reifen Eier scheinen durch Platzen ihres bindegewebigen Ueberzuges frei zu werden«. In wie weit diese Aeusserung auf etwaigen eigenen Untersuchungen beruht, wird nicht angegeben; doch so viel dürfte aus ihrem Wortlaut hervorgehen, dass LEYDIG, ebenso wie auch WITTICH selbst keine Frösche untersucht hat, bei welchen die Eilösung gerade im Gange war.

Gleichfalls sehr kurz äussert sich THOMPSON[2]). Das reife Ei des Frosches ist von einem dünnen, gefässhaltigen Sacke oder Kapsel umfasst und eingeschlossen, welcher in die gemeinsame Ovarialhöhle hängt. (Von den Fächern des Ovariums scheint der Verfasser keine Kenntniss gehabt zu haben.) Die Eikapseln sind an die übrige Ovarialsubstanz eher durch ein breites Band, als einen schmalen Stiel befestigt. Das Entweichen des Eies aus dem Ovarium geschieht durch eine Oeffnung, welche sich an der entfernten oder freien Seite (in the remote or free side) der Eikapsel bildet, ungefähr auf dieselbe Weise, wie in den Calyces der Vögel, nur mit einer weiteren Oeffnung. Durch die Oeffnungen in der gemeinsamen Ovarialkapsel gehen die zahlreichen Eier in die Abdominalhöhle über. — Ich übernehme es nicht zu beurtheilen,

1) LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857. 8. p. 508.

2) THOMPSON, ALLEN, Ovum, in R. TODD, The Cyclopaedia of Anatomy and Physiologie. Vol. V. London 1859. p. 91.

Digitized by Google

in wie weit diese Angaben auf eigenen Beobachtungen und in wie weit sie auf Compilation beruhen.

Zu meinen eigenen, im Frühjahr 1876 angestellten Untersuchungen dienten ausschliesslich Weibchen der Rana temporaria, theils mit bereits vollständig, theils mit fast vollständig entleerten Ovarien, und zwar sowohl Exemplare, welche schon Laich von sich gegeben hatten, als auch solche, welche der Umarmung des Männchens mehr oder weniger kurze Zeit vorher entrissen wurden.

An den entleerten Ovarien lässt sich sofort bestätigen, dass es halskrausenförmig gefaltete Säcke sind, deren Hohlraum durch Scheidewände oder Einschnürungen in eine Summe hintereinander liegender Fächer oder Kammern getheilt ist. Schon am äusseren, faltigen Rande des Ovariums markiren sich diese Fächer durch eine entsprechende Anzahl von Ausbuchtungen. Ihre Zahl belief sich bei einem Weibchen auf neun, von denen die vordere übrigens sehr klein war. Rathke zählte, wie wir sahen, neun bis dreizehn[1]. Jede Kammer lässt sich mit Leichtigkeit, unabhängig von den übrigen, mittelst eines durch einen Einschnitt eingeführten Tubulus mit Luft oder farbiger Flüssigkeit anfüllen, und präsentirt sich alsdann in Form eines keil- oder birnförmigen Säckchens. Die Kammern liegen der Quere nach im Ovarium, indem sie mit ihrem breiten, stumpfen Ende den freien Rand des Ovariums bilden helfen und mit ihrem verjüngten Ende ans Mesovarium stossen. Auch nicht das geringste Luftbläschen oder Tröpfchen gefärbter Flüssigkeit tritt beim Anfüllen eines der Fächer in die Nachbarfächer über. Es wird hierdurch die alte, oben citirte Angabe des ausgezeichneten Swammerdam aufs Neue bestätigt. Sollten nun, wie Rathke und Andere meinen, die gereiften Eier zunächst in die Ovarialhöhle fallen, so müsste bei der strengen Isolirung der Kammern eine jede wenigstens eine besondere Oeffnung nach aussen besitzen. Ferner, gesetzt den Fall diese Oeffnung wäre nur temporär, so müsste sie doch ganz gewiss bei solchen Weibchen deutlich nachweisbar sein, bei denen die Eier zum Theil bereits in den unteren Abschnitten der Tuben, dem sogenannten Uterus, angehäuft sind, zum Theil noch in den mehr nach vorn gelegenen Abschnitten der Tuben oder noch innerhalb der Ovarialwand angetroffen werden. Doch selbst an solchen Weibchen liessen sich weder durch Injiciren der Kammern mit farbiger Flüssigkeit, noch durch Aufblasen derselben die von Rathke erwähnten Oeffnungen nachweisen. Ich will ausdrücklich bemerken, dass die Versuche unter Wasser angestellt wurden und dass, um jede etwaige Verletzung der Ovarien zu vermeiden,

1) Spengel, dessen Abhandlung über das Urogenitalsystem der Amphibien mir nachträglich zugegangen, fand bei Rana sogar fünfzehn Fächer.



Digitized by Google

dieselben in ihrem normalen Zusammenhange mit den übrigen Organen belassen wurden. Es wäre immerhin möglich, dass Rathke seine vermeintlichen Oeffnungen an einem Ovarium constatirt hat, welches hart an seinem Mesenterium, mit Verletzung der äussersten Spitzen der Kammern, ausgeschnitten war; wenigstens wüsste ich keine andere naturgemässe Erklärung für den Rathke'schen Irrthum zu finden. — Fügen wir zu dem eben Gesagten noch hinzu, dass weder ich selbst, noch sonst Jemand Eier frei in den Höhlen des Ovarium angetroffen, so bleibt factisch nur noch die Möglichkeit übrig, dass die reifen Eier aus den Wandungen des Ovariums direct in die Leibeshöhle durchbrechen, wie dies bereits von Swammerdam angedeutet und von Anderen adoptirt wurde, freilich ohne dass Jemand (Thompson ausgenommen?), so viel mir bekannt, die Eier während ihres Durchbruches in flagranti ertappt hätte. Zur endgültigen Begründung dieses Modus der Eilösung bin ich im Stande einige Thatsachen beizubringen.

Nimmt man Froschweibchen zur Hand, bei welchen die Eilösung in vollem Gange ist oder sich bereits dem Ende nähert, und betrachtet deren Ovarium oder einen Abschnitt desselben von der Aussenfläche unter einer stärkeren Loupe oder einem Präparirmikroskope, so gewahrt man mit Leichtigkeit über jedem noch in der Ovarialwand steckenden Eie eine Oeffnung (Fig. *A*, *B*). Letztere ist meist rund oder rundlicheckig, bald grösser, bald kleiner. Durch dieselbe tritt ein entsprechend grosses Segment des betreffenden Eies frei zu Tage. Der Rand der Oeffnung erscheint dünn, durchaus glatt, nicht etwa gezähnt oder zerfetzt. Theils schon in seiner nächsten Nähe gewahrt man junge, stark abgeplattete Eikeime von sehr verschiedener Grösse. Die Oeffnung wird von dem festangedrückten, glatten, glänzend schwarzen Eisegment ausgefüllt, während in ihrem Umkreise die übrigen Partieen der Eihemisphäre hier mehr, dort weniger deutlich, je nach der Dicke ihres Beleges mit Eianlagen, durch die Ovarialwand grau durchschimmern. Es ist mithin klar, dass für jedes sich lösende Ei eine besondere Austrittsöffnung in die Peritonealhöhle hergestellt wird. — Betrachtet man nun die Ovarialwandungen desselben Thieres von ihrer inneren Fläche, so findet man auf ihnen hier und dort zwischen den Eianlagen für die nächsten Jahre collabirte, faltige Säckchen zerstreut. Sie stellen nichts anderes als entleerte Eifollikel dar, dieselben, welche schon von Swammerdam gesehen und nicht ganz treffend als den Blutgefässen aufsitzend beschrieben wurden. Nun fragt es sich, sind diese Säckchen nach innen geschlossen oder nicht? Der Umstand, dass eine farbige Flüssigkeit, in eine beliebige Ovarialkammer eingespritzt, nirgends durch deren Wandungen hindurchsickert, ist noch nicht ganz entscheidend für das Ge-

Digitized by Google

schlossensein der Säckchen, da nämlich etwaige Löcher im Fundus der Säckchen durch Umklappen der letzteren bei der Injection zugepresst werden könnten. Um desto schlagender ist das folgende modificirte Injectionsverfahren. Man exstirpire eine einzelne Ovarialkammer, schneide sie an und wende sie um, wie einen Strumpf, die Innenfläche nach aussen. Alsdann erst injicire man unter Wasser durch den Einschnitt eine gefärbte Flüssigkeit. Hierbei wird man die in Rede stehenden Säckchen, resp. entleerten Eifollikel sich bis zu ihrer normalen, ursprünglichen Form und Grösse aufblähen sehen, und zwar ohne Flüssigkeit durchzulassen. Auch einzelne Luftblasen verirren sich gelegentlich in einen oder den andern der Follikel. Die künstlich angefüllten Follikel lassen sich nach Belieben durch Druck auspressen und wieder anfüllen. Es ist also klar, dass beim Freiwerden der Eier die Höhlung des Ovariums geschlossen bleibt und keineswegs mit der Peritonealhöhle in Communication tritt. — Zu bemerken ist noch, dass die Follikel nicht etwa gestielt sind, sondern vielmehr mit breiter Basis der Ovarialwandung aufsitzen.

Auf der Innenfläche des entleerten Ovariums trifft man häufig, doch nicht bei allen Exemplaren, eine grössere oder kleinere Anzahl hier und dort zerstreuter, mit einer schwarzen Masse angefüllter Säckchen. An Grösse mehr oder weniger annähernd den Eifollikeln gleich, sind sie birnförmig oder pyramidal, deutlich gestielt und runzelig geschrumpft. Es ist nicht schwer zu errathen, dass es die bereits von Swammerdam erwähnten zu Grunde gegangenen Eifollikel sind. Schon dem blossen Auge treten sie als schwarze Krümel auf dem gelblichen Ovarium entgegen.

Vor Eintritt der Periode der Eilösung sind, wie die genauere Besichtigung eines beliebigen Ovariums lehrt, durchaus keine Austrittsöffnungen für die Eier vorgebildet. Wie diese Oeffnungen sich bilden, wurde leider von mir nicht näher untersucht; doch glaube ich degenerative Processe an der Basis der Follikel ausschliessen zu können, wenigstens wurden keine Spuren von ihnen im Umkreis der Oeffnungen bemerkt. Möglichenfalls dürfte eine active Contraction der Follikel in Betracht kommen, wodurch eine Spannung der Basis der Follikel und ein Einreissen bewirkt wird. Sollte sich die active Contraction als thatsächlich bestehend erweisen, so bliebe zu erforschen, ob dieselbe etwa von aussen innervirt wird (Reflexthätigkeit?), oder ob sie durch den mechanischen Reiz des wachsenden Eiinhaltes hervorgerufen wird, wobei die vom Männchen auf das Abdomen des Weibchens ausgeübte Pression eine grössere oder geringere Rolle spielen könnte. Jedenfalls bietet



Digitized by Google

sich hier ein noch recht lohnendes Untersuchungsfeld für den Experimentalphysiologen sowohl, als auch für den Histologen.

In Bezug auf die Entwicklung der Eierstockseier des Frosches sei es mir gestattet mich möglichst kurz zu fassen und von den Angaben anderer Forscher blos die WALDEYER'schen zu berücksichtigen.

Die Wandungen des Froschovariums an sich sind so dünn, dass sie im frischen Zustande unter dem Mikroskop ausgebreitet sich wohl für eine directe Untersuchung der jüngsten Eianlagen und ihres Ursprunges eignen dürften; doch treten hierbei, leider, den grössten Theil des Jahres hindurch die bedeutend herangewachsenen, dicken, opaken reifsten Eier hindernd in den Weg. Aus diesem Grunde hielt ich es für rathsam, das Ovarium im Frühjahr, gleich nach dessen Entleerung einer Untersuchung zu unterziehen. Es wurde daher ein Exemplar gewählt, welches zwei Tage vorher seinen Laich abgesetzt hatte, und Abschnitte seiner Ovarialsäcke, mit der Innenfläche nach oben, in einem Tropfen frischen Hühnereiweiss unter das Mikroskop gebracht. Bei schwächeren Vergrösserungen gewahrte man mit Deutlichkeit an diesen Präparaten eine unregelmässig unterbrochene Schicht von grösseren Eianlagen, welche auf verschiedenen Entwickelungsstufen standen. Die am meisten herangewachsenen, offenbar für das nächste Frühjahr bestimmt gewesenen Eianlagen waren miliar, gelb und opak. Zwischen ihnen fielen, ausser den kleinen, jüngeren, späteren Jahrgängen angehörigen Eianlagen, entleerte, collabirte Follikel, sowie auch einzelne geschrumpfte abortirte Eier auf. — So lange die Präparate noch ganz frisch sind erscheinen die Keimbläschen der Eianlagen (wie ich es früher besonders bei Myriapoden und Arachniden fand), selten kugelrund, sondern meist wellig umschrieben und gleichsam eingeknüllt. Erst beim beginnenden Absterben des Präparates oder bei Wasserzusatz sah ich dieselben kugelrund werden. Ein jedes Keimbläschen birgt eine Menge rundlich amöboider Keimflecke, welche sich mit einer gewissen Vorliebe von innen an die Oberfläche der Keimbläschen zu heften scheinen. Der sogenannte Dotterkern erscheint in den noch transparenten Eiern als dunkle, unregelmässig-rundliche Dotterconcretion mit hellerem, irregulär gestalteten Centrum. In den allerjüngsten Eiern fehlt er[1]. — Die Eier sind mit hellen, rundlichen, mit amöboiden Kernen ausgestatteten Epithelzellen[2] bekleidet, zwischen welchen Spuren von Intercellularsubstanz bemerkbar sind.

1) Es wäre in Erwägung zu ziehen ob dieses räthselhafte Gebilde nicht etwa den sogenannten Dotterbildungszellen gewisser Insecten und Crustaceen entspräche?

2) Dieselben wurden unter Anderen schon von CRAMER erwähnt und in ihnen

Digitized by Google

In den Zwischenräumen zwischen den ausgesprochenen Eiern, den abortiven und den entleerten Follikeln präsentiren sich kleinere Inseln der dünnen Ovarialwandung. Hier sieht man spärliche Blutgefässe hinziehen und gewahrt man, bei starken Vergrösserungen sehr kleine Elemente (Fig. *D*, *a*) annähernd meist von 0,003 Mm., im Einzelnen jedoch sehr an Grösse variirend. Ihrer Kleinheit, ihrer gewöhnlich granulirten Oberfläche und vielfachen Abweichung von der runden Gestalt wegen, sind sie nicht gerade als besonders deutlich zu bezeichnen. (Bei Zusatz von wässeriger Fuchsinlösung blähten sie sich kugelförmig auf und wurden viel deutlicher.) Der Kern der fraglichen Elemente ist verhältnissmässig gross und amöboid sternförmig. Zwischen ihnen gewahre ich ein Minimum von fein granulirter Zwischensubstanz, meist nur hinreichend, um vielen von ihnen eine runde Gestalt zu ermöglichen. Stellenweise stösst man auf einzelne ähnliche Elemente, welche etwas vergrössert und von einer ergiebigen Anhäufung der fein granulirten Zwischensubstanz umringt sind. Letztere hängt entweder noch deutlich mit dem Netzwerk der benachbarten Zwischensubstanz zusammen (*a*, *b*), oder ist als umschriebenes Klümpchen um das betreffende Element angeordnet (*c*, *d*, *e*). Dergleichen Bildungen finden sich in verschiedenen Grössenstadien vor. Das helle Element liegt entweder central oder excentrisch, übertrifft bis um das Doppelte seines Durchmessers die kleinen, freien Elemente, während seine umhüllende Substanz letztere etwa bis gegen fünf oder sechs mal übertrifft. Die Form unserer Gebilde ist bald rundlich, bald mehr elliptisch oder rundlicheckig. Ich vermuthe, dass wir es hier mit den jüngsten Eianlagen zu thun haben, wenn es auch nicht gelang alle Uebergänge von ihnen bis zu den sofort auffälligen Eiern zu verfolgen[1]).

Die eben angeführten Befunde dürften uns zur älteren Ansicht über die Entwicklung des Batrachiereies durch Umlagerung von Keimbläschen, als primäre Eizellen, mit Dottersubstanz zurückführen. Sie mögen mit-

die Zellen der Membrana granulosa vermuthet. (CRAMER, H., Bermerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies. Archiv für Anat. und Physiol. 1848. p. 22.)

1) Wohl möglich, dass diese Uebergänge bei eingehenderem Studium, namentlich in einer etwas späteren Jahreszeit, nachweisbar sein dürften. Es könnte nämlich sein, dass das Reifen der diesjährigen Eier die Bildung von neuen Eikeimen zeitwellig hemmt. Letztere dürften wohl erst für das übernächste, ja vielleicht sogar erst das über-übernächste Frühjahr bestimmt sein, denn dass für das n ä c h s t e Frühjahr der ganze Vorrath von Eiern bereits vorhanden ist, geht daraus hervor, dass die Zahl der von einem Individuum abgelegten Eier, resp. die der in seinem Ovarium zerstreuten entleerten Follikel, bei weitem von der Zahl der grösseren im Ovarium zurückbleibenden Eianlagen übertroffen wird.

Digitized by Google

hin als Supplement zu meinen kürzlich im Druck erschienenen Mittheilungen über die Eibildung bei den Kaulquappen von Rana und Pelobates und über die Schicksale der letzten Furchungskugeln des Froschembryos dienen [1]).

Ausser den jüngsten Eianlagen fanden sich im Epithel der Innenfläche des Ovariums vereinzelte Elemente von klümpchenförmig–amöboider Gestalt und zwei bis dreimal grösserem Durchmesser, als die Epithelzellen (Fig. *C*). Unter ihnen wurde auch ein stab- und ein biscuitförmiges (*b*) bemerkt. Es dürften diese Elemente lediglich Wanderzellen sein.

Blos an einer Stelle der Ovarialauskleidung (Fig. *C*, *a*) fand sich eine vereinzelte länglich-runde Insel, die aus hellen, mit einem amöboiden Kern versehenen Elementen bestand, welche zum Theil recht regelmässig rund waren und durch Spuren einer Intercellularsubstanz verkittet erschienen. Es dürfte sich diese Insel etwa nur daher markirt haben, dass in ihr die Epithelzellen zufällig grösser und annähernd rund waren. Anfangs glaubte ich einen Valentin-Pflüger'schen Schlauch, wie sie Waldeyer (l. c.) erwähnt, vor mir zu haben. Nach weiteren ähnlichen Zelleninseln habe ich später vergebens gesucht. — Ueber seine Pflüger'schen Ovarialschläuche bei Rana temporaria und esculenta äussert Waldeyer, dass sie von Strecke zu Strecke zwischen den mehr ausgebildeten Eiern vorkämen. Dem Ansehen nach seien es kleinere oder grössere Inseln einer Art Pflasterepithel, welche sich ganz flach und schräg in die Tiefe erstrecken. Nun fragt es sich, wie will Waldeyer bei der äusserst geringen Dicke der bindegewebigen Ovariallamelle an deren Flächenbilde vom Peritoneum aus mit Sicherheit solch ein schräges Erstrecken in die Tiefe constatiren? Bildlich darstellen liess es sich nicht. Hält man sich an Waldeyer's Fig. 28, so dürfte man auf den Gedanken kommen, dass bereits jedes einzelne der grösseren von ihm abgebildeten Eier, und um so mehr das ganze als Schlauch gedeutete Gebilde die gesammte bindegewebige Lamelle des Ovariums an Dicke übertreffen möchte. Sollten daher die vermeintlichen Schläuche nicht geradezu der von mir oben erwähnten Zelleninsel entsprechende Gruppen jüngerer Eianlagen auf der inneren feinzelligen Fläche des Ovariums sein? Wenn Waldeyer in seltenen Fällen seine Epithelinseln oder Pflüger'schen Schläuche zwischen den das Ovarium von aussen bedeckenden Endothelzellen frei zu Tage treten lässt, so könnte dieser Umstand durch zufällige locale Verletzung des Endothels bedingt sein. — Präparate, welche für eine Ver-

1) Brandt, A., Vergl. Unters. über die Eiröhren und das Ei der Insecten. Moskau 1876. 4. (Russisch in d. Nachr. d. K. Ges. Naturf. Freunde. Bd. XXIII, Nr. 1.) Cf. Theil I, Nr. 39 und 40, und Theil II, p. 128, Taf. X, Fig. 164 und 165.

Digitized by Google

mehrung der Eianlagen durch Theilung des Keimbläschens (Waldeyer) sprächen, sind mir nicht zu Gesicht gekommen.

Die Follikel des Ovariums dürften dadurch entstehen, dass die einzelnen sich vergrössernden Eianlagen von den benachbarten, sich proliferirenden und abplattenden Elementen, sowie von den Bindegewebselementen der Ovarialwandung umwachsen werden, wie dies aus den Angaben von Waldeyer (p. 75) u. A. hervorgeht.

Die Frage ob die Eibildung von der inneren Fläche des Ovariums oder von der äusseren (durch Vermittelung der Valentin–Pflüger-schen Schläuche) ausgeht, ist, wie selbstverständlich, für die vergleichend morphologische Deutung des Froschovariums von grösstem Belang. Im Falle der Richtigkeit des von Waldeyer aufgestellten Modus der Eibildung würde sich das Ovarium des Frosches dem der Warmblüter anschliessen, während es im Falle der Richtigkeit des entgegengesetzten, älteren, auch im gegenwärtigen Aufsatze vertretenen Modus zu dem gewisser niederer Thiere, z. B. der Myriapoden hinneigen dürfte, mit dem Unterschiede freilich, dass die Eier nicht, gleich den Elementen der typischen secernirenden Drüsen, ins Lumen des Organes fallen, sondern durch seine Wandungen hindurchgepresst werden[1]. In diesem Durchpressen liesse sich eine secundäre Anpassung muthmassen, welche möglichenfalls durch den Schwund eines vielleicht in früher Zeit vorhanden gewesenen, aber verloren gegangenen Urgenitalganges bedingt sein könnte. Wenn die meisten Evertebraten specielle, von den Harnorganen gesonderte Ausführungsgänge der Genitaldrüsen besitzen, wenn ein solcher Gang (Tuba Fallopiae s. Ductus Mülleri) auch den Warmblütern zukommt, so möchte ein Homologon desselben auch den Stammformen der Batrachier eigenthümlich gewesen sein. Die Ovarien dieser Thiere legen sich, wie ich aus eigener Anschauung bestätigen kann, als lange, fadenförmige Gebilde an, deren hinteres Ende sich mit der Zeit relativ verkürzt. Möglichenfalls entspräche nun dieses Ende dem Rudimente eines Ausführungsganges (?). Was die als Eileiter functionirenden Gänge der ausgewachsenen Batrachier betrifft, so dürften sie, wie mir scheint, morphologisch nicht die Ausführungsgänge der Genitaldrüsen, sondern vielmehr Harngänge, nämlich Ausführungsgänge der von J. Müller beschriebenen provisorischen Froschnieren darstellen. Die Ovarien der Frösche treten als massive Cylinder auf, welche später hohl werden. Dieses ist bekanntlich bei Warmblütern nicht der Fall: hier sind

[1] Abgesehen von diesem Modus der Eilösung, dürfte zwischen dem röhrenlosen Ovarium des Frosches und dem röhrenhaltigen der Warmblüter ein analoger Unterschied zu constatiren sein, wie zwischen dem Ovarium der Myriapoden und dem der Insecten.


Digitized by Google

die Ovarien ihrem Wesen nach flächenhafte, aus Keimepithel und einer bindegewebigen Unterlage zusammengesetzte Bildungen. Es liessen sich daher die Genitaldrüsen der Warmblüter, entsprechend früheren Annahmen, gleichsam als aufgeschlitzte Froschovarien betrachten, womit auch die Bildung der mit dem Keimepithel zusammenhängenden, an ihrem vorderen Ende rinnenförmigen ersten Anlage der MÜLLER'schen Gänge des Hühnchens übereinstimmen dürfte. Hierfür spräche noch der Umstand, dass die sackförmigen entleerten Eifollikel (Calyces) bei den Vögeln aussen am Ovarium, in die Peritonealhöhle hängen und an ihrem freien Ende perforirt sind, während dieselben bei den Fröschen, umgekehrt, nach innen in die Ovarialhöhle hängen und, als muthmassliche secundäre Anpassung, an ihrer Basis perforirt sind. — Sollten die soeben angestellten, meist nur hypothetischen Betrachtungen über die Morphologie des Froschovariums sich bewahrheiten, so würde man in der Reihe der Wirbelthiere zwei ähnliche Typen des keimerzeugenden Apparates annehmen können, wie in der Reihe der Würmer, deren Mehrzahl typische drüsige Ovarien aufweist, während gerade unter den höchsten Repräsentanten die Polychaeten statt derselben ein flächenhaft ausgebreitetes Keimepithel besitzen.

---

## Erklärung der Abbildungen.

**Tafel XXVII, Fig. *A—D*.**

Fig. *A* und *B*. Zwei Abschnitte der Oberfläche von Froschovarien mit sich lösenden Eiern, beträchtlich vergrössert. Durch die Ovarialwandung schimmern hindurch zahlreiche, helle jüngere Eikeime, sowie fünf schwarze Eier (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*), welche theils ausgewachsen, theils im Wachsthum zurückgeblieben sind. Ueber jedem derselben ein bald grösseres, bald kleineres Loch in der Ovarialwand, durch welches es in die Bauchhöhle tritt. *vs* Blutgefäss.

Fig. *C*. Ein Stückchen innerer Ovarialfläche von einem Frosche nach vollendetem Laichen. *a* Gruppe von jungen Eikeimen, welche einen VALENTIN-PFLÜGER-schen Schlauch wohl nur vortäuschen. Rechts drei grössere Elemente, von denen das eine (*b*) biscuitförmig ist: wahrscheinlich Wanderzellen.

Fig. *D*. Elemente der Innenfläche des Ovariums. *a* ein Keimbläschen mit amöboidem Keimfleck, umgeben von einer Dotteransammlung, welche sich in Form von verzweigten Fortsätzen zwischen den benachbarten, den Character des Keimbläschens tragenden Elementen verlieren. *b* ein Keimbläschen mit geringer, nicht scharf umschriebener Dotteransammlung; *c*, *d*, *e* ausgesprochene junge Eianlagen.

---

Digitized by Google

# Bemerkungen über die Eifurchung und die Betheiligung des Keimbläschens an derselben.

Von

**Dr. Alexander Brandt.**

Mit Tafel XXVII Fig. 1—28.

Im Anschluss an meine in den letzten Jahren gemachten Beobachtungen über die amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens und seine Rolle im sich entwickelnden Ei, besonders bei Insecten und Nematoden [1]) sollen in dem gegenwärtigen kleinen Aufsatze einige fragmentarische Mittheilungen über die Eifurchung und ihre endgültigen Resultate, nach Untersuchungen an Limnaeus stagnalis und zum Theil an Anodonta anatina mitgetheilt werden. Wenn in der Darstellung eine gewisse Abrundung vermisst wird, so möge als Entschuldigung dafür der Umstand dienen, dass der Aufsatz lediglich als Supplement zu den beiden citirten Arbeiten zu betrachten ist.

Indem ich mich zunächst ausschliesslich dem Limnaeus-Ei zuwende, möchte ich hier einige Angaben über seine Dotterhaut vorausschicken. Die Frage ob der sphaerische Dotter des frisch gelegten Eies unserer Schnecke und seiner Stammesgenossen mit einer Dotterhaut bekleidet sei oder nicht, wurde bekanntlich bald aufs Bestimmteste bejaht, bald verneint, bald ausweichend beantwortet. Zu den Forschern, welche die Existenz der in Rede stehenden Membran leugnen, gehört unter Anderen auch RABL [2]) der erst ganz kürzlich Limnaeus auf seine Entwick-

1) Vergleichende Untersuchungen über die Eiröhren und das Ei der Insecten. Moskau 1876. 4. 152 S. Mit 10 Taf. (Russisch in den Iswestija der k. Gesellsch. naturforsch. Freunde. Bd. XXIII, Liefg. 1.) Ueber den Furchungsprocess der Eier von Ascaris nigrovenosa. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII, p. 365—348, Taf. XX u. XXI.

2) RABL, C., Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX. 1875. p. 195—240. Taf. VII—IX.

Digitized by Google

lung untersuchte. Da jedoch nach den älteren Untersuchungen von KARSCH[1]) am Ei der Zwitterdrüse eine Dotterhaut unzweifelhaft nachweisbar sei, so meint unser Verfasser, dass sie offenbar erst später von dem umgebenden Eiweiss aufgelöst würde (p. 197). Nun ist aber auf den weiter vorgerückten Furchungsstadien, wie z. B. dem von Fig. 19, eine Dotterhaut mit Evidenz sichtbar, weil sie sich brückenartig über die Einschnitte zwischen den Furchungskugeln schlägt. Sollte also RABL Recht haben, so würde man zu der complicirten und daher a priori unwahrscheinlichen Annahme eines zweimaligen Entstehens der Dotterhaut hingedrängt werden. — Was meine eigenen Wahrnehmungen am eben gelegten Ei betrifft, so sprechen sie entschieden für die Existenz der Dotterhaut auch vor Eintritt der Embryonalentwicklung. Ich gebe gern zu, dass durch die blosse Abgabe dieser Erklärung nicht allzuviel gewonnen ist, denn durch ein blosses Stimmensammeln lassen sich schlechterdings wissenschaftliche Controversen nicht zum Austrag bringen.

In demselben Maasse, wie der morphologische Werth der Dotterhaut namentlich früher überschätzt worden sein mochte, scheint hingegen ihre physiologische Bedeutung noch nicht genugsam in Erwägung gezogen worden zu sein. — Es ist besonders seit den eingehenden Untersuchungen von LEREBOULLET[2]) bekannt, dass die allgemeinen Umrisse des Limnaeus-Dotters während der Furchung zeitweilig bedeutend von der runden Form abweichen, so dass der Dotter nach eben vollendeter Zweitheilung nicht wie z. B. beim Froschei aus einem Paar hemisphärisch abgeplatteter Ballen besteht, sondern im buchstäblichen Sinne des Wortes zwei Furchungskugeln darstellt (Fig. 7). Erst später plattet sich jede dieser Kugeln zu einer Hemisphäre ab und der ganze zweitheilige Dotter bildet schliesslich, wie ursprünglich, eine häufig allerdings etwas verlängerte Kugel (Fig. 8 und 9)[3]). Ebenso

1) KARSCH, A., Die Entwickelungsgeschichte des Limnaeus stagnalis, ovatus und palustris. Archiv f. Naturg. 1846.

2) LEREBOULLET, Recherches d'embryogenie comp. sur le développ. de la Truite, du Lézard et du Limnée. III$^{me}$ partie. Ann. d. sc. nat. 4 sér. T. XVIII. 1862. p. 87—211. pl. 11—14 bis.

3) Ueber dies innige Aneinanderlegen der beiden ursprünglich kugeligen Segmentationsballen drückt sich LEREBOULLET so unexact aus, dass man leicht an ein factisches Zusammenfliessen derselben denken könnte. In diesem Sinne wurde unser Autor in der That von KEFERSTEIN (BRONN's Klassen u. Ordn. d. Thierr. Bd. III. 2. Abth. p. 1231) und BOBRETZKY (l. inf. c. p. 105) missverstanden. Letzterer namentlich protestirt gegen LEREBOULLET's Angaben, welche er auf abnorme Vorgänge zurückzuführen geneigt ist. LEREBOULLET (p. 98) äussert sich über die beiden ersten Furchungssphären wie folgt: »elle se rapprochent de nouveau, se fondent peu à peu

Digitized by Google

wird in späteren Furchungsstadien die Form des Eies aus einer kugeligen, zunächst eine mehrfach gelappte, worauf wiederum eine Concentrirung aller Segmente zu einer gemeinsamen Kugel erfolgt (Fig. 13). Auf diese Weise haben wir einen mehrmals sich wiederholenden Wechsel zwischen Decentralisation und Centralisation der gesammten Dottermasse. Die Stadien der Decentralisation entsprechen der Thätigkeit, den activen Furchungsepochen, die der Centralisation den Ruheperioden. Da nun aber frische, künstlich isolirte Furchungsballen eines jeden beliebigen Thieres sich sofort zur Kugel abrunden, was sich auch für Limnaeus leicht bestätigen lässt (Fig. 18), so folgt hieraus, dass die in den Ruhestadien auftretende Abplattung der Furchungskugeln kaum anders, als durch äusseren Druck zu Stande kommen kann. Es liegt daher die Vermuthung nahe genug, dass die elastische Contraction der Dotterhaut die gegenseitige Abplattung der Furchungskugeln und die Centralisation des Gesammtdotters bedingt. In den activen Momenten dürfte die Elasticität der Dotterhaut durch die Contractilität der Furchungskugeln bezwungen werden. Wenn man zur Zeit, wo nur wenige, so namentlich zwei Furchungskugeln existiren, die Dotterhaut nicht brückenartig von einer Kugel zur andern ausgespannt sieht, so ist dies noch keineswegs ein Beweis gegen das Vorhandensein derselben. Als zähflüssige, elastische Membran dürfte die Dotterhaut, nach dem in der Physik bekannten »Princip der kleinsten Oberfläche« bestrebt sein, die möglich kleinste Fläche innerhalb derjenigen Puncte oder Linien einzunehmen, zwischen welchen sie ausgespannt ist. Sie wird sich daher mehr oder weniger in die Kluft zwischen den beiden oder den wenigen Furchungskugeln ver-

l'une dans l'autre en se pénétrant pour ainsi dire réciproquement, et finissent par former une sphère simple semblable à la sphère vitelline primitive, avec cette difference que la nouvelle sphère est ordinairement un peu allongée. Lorsque cette periode de rapprochement ou de concentration des sphères de fractionnement commence, celles-ci s'aplatissent par leurs surfaces contiguës, de manière à représenter deux hemisphères en contact par leur surface plane. Quand la fusion est complète . . . on a sous les yeux une sphère un peu allongée, divisée en deux parties égales par une ligne transparente (Fig. 8). Chaque demi-sphère est munie d'une vésicule . . ., située . . . tout près des bords tangents« . . . . Auf Grund eigener Beobachtungen kann ich diesen Passus nur in dem von mir angeführten Sinne eines blossen Aneinanderpressens und gegenseitigen Abplattens der beiden Kugeln deuten, womit auch die Lereboullet'sche Figur übereinstimmt. Aehnliches gilt auch für die Concentrirung der späteren, zahlreicheren Furchungskugeln (l. c. p. 96, 98). Auch ältere Angaben, so namentlich die von Warneck, beziehen sich auf ein blosses dichtes Aneinanderlegen der Furchungskugeln. (Warneck, N., Ueber die Bildung und Entwickelung des Embryos bei Gasteropoden. Bull. de la Soc. I. d. Natur. de Moscou 1850. Bd. 23. Nr. 1. p. 90—194. Taf. II—V. cf. p. 131 u. a.)

Digitized by Google

tiefen müssen (ähnlich, wie die an einem cylindrischen Klapphute zwischen Boden und Krempe ausgespannten Seitenflächen stets nach innen eingebuchtet sind, indem sie sich hierbei dem Doppelkegel nähern, und sich in exquisiter Weise dasselbe Phänomen an einer zwischen zwei parallelen Ringen ausgespannten zähen flüssigen Membran beobachten lässt); — hierdurch wird die Dotterhaut schwerer wahrnehmbar. Nach eingetretener Centralisation des Dotters, so namentlich, wenn der Keim eine pflasterartig höckerige Oberfläche darbietet, müssen wir die Dotterhaut zwischen den Hervorragungen derselben ausgespannt sehen; was nun auch in der That der Fall ist.

Das Keimbläschen konnte sowohl an eben gelegten Eiern, als auch an solchen, wo bereits die Richtungsbläschen aufgetreten waren, constatirt werden, und zwar präsentirte es sich als ganz entschieden amöboider Körper. Es schimmerte durch den dunkleren Dotter bald mit grösserer, bald mit geringerer Deutlichkeit hindurch, je nachdem ob es oberflächlicher oder tiefer gelegen und seine Gestalt mehr concentrirt oder mehr diffus war. Amöboide Gestaltveränderungen konnten am Keimbläschen direct verfolgt werden. Ein Paar Eier, an welchen das anfangs deutliche, unregelmässig sternförmige Keimbläschen unter den Augen allmälich undeutlicher geworden oder sogar nicht mehr mit Bestimmtheit nachweisbar war, zeigten, mit einem Deckgläschen gewaltsam comprimirt, in der Tiefe des Dotters unregelmässige hellere wolken- und sternförmige Massen (Fig. 6). So erweist es sich also, dass das Keimbläschen bei Limnaeus, ebenso wie bei den Insecten und Nematoden, ein in hohem Grade amöboides Gebilde ist, welches die verschiedensten Evolutionen ausführend, im Dotter sich auch wolken- oder netzförmig zu zertheilen im Stande ist.

Den Austritt der Richtungsbläschen habe ich an ein Paar Eiern von Limnaeus mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit verfolgen können (Fig. 2—5). Der Boden, aus welchem dieselben hervorsprossen, ist das an die Peripherie des Dotters gerückte Keimbläschen. Ein Theil des letzteren quillt nämlich als heller, sich abrundender Tropfen hervor, in welchem sich sofort ein rundlicher oder unregelmässig umschriebener Kern markirt. Das so entstandene erste Richtungsbläschen erhebt sich über die Oberfläche des Dotters auf einem Stiele[1]), welcher sich allmälich zu einem zweiten, dem ersten ähnlichen Richtungsbläschen verdickt. Letzteres ist seinerseits wiederum mit dem Dotter durch einen feinen Stiel verbunden. In ganz ähnlicher Weise,

1) Eine dieses Verhalten richtig darstellende Abbildung finden wir bereits bei Carus, C. G., Von den äussern Lebensbedingungen d. weiss- und kaltblüt. Thiere. Leipzig 1824. 4. Taf. I. Fig. IV A.

Digitized by Google

wie eben geschildert, wurde auch von einzelnen andern Beobachtern die Entstehung der Richtungsbläschen bei verschiedenen Thieren beobachtet[1]. Mehr als zwei Richtungsbläschen habe ich selbst bei Limnaeus nicht gesehen, doch zählte ihrer bereits WARNECK (l. c. p. 121) in seltenen Fällen auch drei. Auf das Verhalten der Dotterhaut zu den Richtungsbläschen während deren Entstehung versäumte ich, leider, mein Augenmerk zu richten[2]. Es ist nur ein Theil des Keimbläschens, welcher in Form von Richtungsbläschen ausgestossen wird: die Hauptmasse desselben bleibt im Ei zurück und zieht sich später, nach wie vor ein amöboides Gebilde, mehr ins Innere des Dotters zurück, woselbst sie nur schwer sichtbar ist (Fig. 5).

Nach allem oben über das Keimbläschen Gesagten, liegen gar keine Gründe vor ein Zugrundegehen desselben anzunehmen; auch dürfte ein Gebilde, welches sich im Dotter so wohl befindet, wie seine energischen Bewegungen beweisen, wohl kaum Gefahr laufen so bald aufgelöst zu werden. Wenn es mir auch während der blos zwei oder drei mal in allen Phasen beobachteten Zweitheilung des Dotters nicht gelang das Verhalten des Keimbläschens während derselben zu belauschen, so zweifle ich nichts desto weniger kaum daran, dass eine Theilung desselben stattfindet, welche die Bildung der beiden ersten Furchungskerne zum Resultat hat. Das, nach der Analogie mit Ascaris nigrovenosa zu urtheilen, amöboid ramificirte Keimbläschen konnte sehr wohl durch die relativ grossen Dotterballen verdeckt sein. Nur bei einer scharf umschriebenen, etwa regelmässig biscuitförmigen Gestalt, könnten wir mit Bestimmtheit erwarten das Keimbläschen auch im Moment der Zweitheilung durchschimmern zu sehen.

1) Von den neuesten kritischen Erörterungen über die Richtungsbläschen, sind die von FLEMMING (p. 108—118) besonders eingehend.

FLEMMING, W., Studien über d. Entwickelungsgesch. der Najaden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. LXXI. 1875. III. Abth. p. 81—212. 4 Taf.

2) IHERING, H. v., (Ueber d. Entwickelungsgesch. v. Helix. Jenaische Zeitschr. für Nat. Bd. IX. 1875. p. 299—338. Taf. XVIII) sah neuerdings (p. 304, Fig. 2 *d*) bei Helix die Dotterhaut sich über die Richtungsbläschen hinwegspannen. Derselbe beobachtete auch bei dem nämlichen Thiere, statt zweier, eine erhebliche Anzahl von Richtungsbläschen, ebenso RABL (l. c. p. 198) an Limnaeus und anderen aquatilen Cephalophoren. Letzterer (p. 228) stellt die Hypothese auf, dass die Richtungsbläschen, indem sie sich zwischen Ei und Eiweissmembran einschieben, das Ei selbst vor Druck schützen sollen. »Demnach hätte man also die Richtungsbläschen als durch Anpassung an die ungleiche Dotterfurchung erworbene Schutzorgane des Embryo aufzufassen ... Bekanntlich kommen auch bei Lumbricus neben ungleicher Dotterfurchung Richtungsbläschen vor«. Man würde gegen diese Hypothese als solche nichts einzuwenden haben, wenn es nicht bekanntermassen auch sich regelmässig furchende Eier mit Richtungsbläschen gäbe.

Digitized by Google

In den sich bereits aneinanderdrängenden beiden primären Furchungskugeln (Fig. 8) konnten die zugehörigen Kerne gesehen werden. Sie erschienen hier als hellere Gebilde von klümpchen- und sternförmiger Gestalt, welche theils mit ramificirten, mehr oder weniger strahligen Pseudopodien besetzt waren und fortwährend ihre Gestalt wechselten. Zufolge ihrer jeweiligen Form waren sie bald sehr deutlich und scharf umschrieben, bald weniger deutlich, ja bis zum Verschwinden undeutlich. Auf Fig. 9, welche das Ei von Fig. 8 eine kleine Weile später darstellt, erschienen die Furchungskerne als beträchtlich in die Länge gezogene, undeutliche lichte Wölkchen. Bald darauf (Fig. 10) verlor ich sie ganz aus dem Gesicht. Erst als die beiden Furchungskugeln sich zur abermaligen Theilung anschickten (Fig. 11), konnte ich wieder einzelne Abrisse der amöboid zertheilten Furchungskerne sehen. Noch etwas später (Fig. 12), als die Viertheilung sich endgültig vollzog, bemerkte ich mit der grössten Deutlichkeit in der einen Hälfte des Präparates einen in die Länge gezogenen, in seiner Mitte, an der Grenze der sich trennenden Furchungskugeln, verengten Kern. Seine Umrisse waren so unregelmässig amöboid, dass sie wohl kaum als biscuitförmig bezeichnet zu werden verdienten. Als sich darauf das betreffende Ei wieder annähernd zur Kugel abgerundet hatte (Fig. 13), konnte ich anfangs in keiner der Kugeln einen Furchungskern gewahren, und erst später tauchten in einem derselben zunächst ganz schwache, dann immer deutlicher werdende Umrisse eines anfangs kaum heller als der Dotter erscheinenden, später sich aufhellenden, diffusen, sternförmig amöboiden Kernes auf (Fig. 14). Noch später schimmerten in beiden, im gegebenen Falle merklich kleineren Furchungskugeln die Kerne als undeutliche hellere Flecke durch, deren Contouren unbestimmt, beim genaueren Zusehen aber amöboid-zerfetzt erschienen, während in den beiden grösseren Kugeln keine Kerne wahrnehmbar waren. Abermals nach einer Weile, als die Umrisse des Eies wieder unregelmässig gelappt zu werden anfingen (Fig. 15), konnte ich zeitweilig auch in einer der grösseren Furchungskugeln, wenn auch mit einiger Mühe, einen ansehnlichen, gleichsam zerfetzten Kern wahrnehmen, während gleichzeitig die Kerne der beiden kleineren Furchungskugeln ausnehmend hell und deutlich wurden.

Je weiter die Eifurchung fortschreitet, desto leichter sind die Furchungskerne wahrnehmbar. Nichts natürlicher: werden doch die Furchungskugeln, namentlich die das Ectoderm bildenden, immer kleiner und daher durchsichtiger, ihre Kerne aber relativ immer grösser. Trotzdem sind diese Kerne in den einzelnen Furchungskugeln lange nicht immer gleich auf den ersten Blick sichtbar. Ganz, wie bei Ascaris

Digitized by Google

nigrovenosa, erscheinen sie in hohem Grade amöboid beweglich und ändern bisweilen unaufhaltsam ihre Gestalt. Bald waren sie durchaus unregelmässig, bald mehr sternförmig, bald nahezu oder auch ganz rund[1]. Bei runder Form sieht man in ihnen deutlich ein amöboid gestaltetes, wohl contractiles Kernkörperchen.

Nun fragt es sich, wie lassen sich die oben angeführten, das Keimbläschen und die Furchungskerne betreffenden Beobachtungen mit den bereits früher von Anderen beschriebenen zusammenreimen? In einem auf so geringem Beobachtungsmaterial basirten und mithin kleinen Aufsatze, wie der gegenwärtige, ist es nun schlechterdings unmöglich eine grosse Anzahl von Schriften heranzuziehen. Ich werde mich daher auf einzelne wenige beschränken müssen.

Zunächst sei hier der Arbeit von Warneck gedacht, welche nur selten citirt wird, obgleich sie offenbar auf zahlreichen und genauen Beobachtungen beruht. Im befruchteten Ei von Limnaeus und von Limax fand dieser Forscher (l. c. p. 114) einen hellen, an seiner Peripherie verschwommenen Fleck, der ganz die Stelle des Keimbläschens einnahm, und wie wir wohl annehmen dürfen, das in sein actives Stadium getretene Keimbläschen selbst war. Meist noch innerhalb des Eileiters sah Warneck den hellen Fleck biscuitförmig werden und dann in zwei Theile zerfallen. Später vereinigten sich dieselben wieder (Taf. II und IV, Fig. 4, 4' und 5, 5'). Offenbar handelt es sich hier um dieselben Gebilde, welche neuerdings von Bütschli bei Nematoden gefunden wurden, ohne dass er ihren Ursprung verfolgen konnte, welche ferner von Auerbach als selbstständig entstehende Gebilde, von mir aber als Theilstücke des amöboid zerfallenden Keimbläschens aufgefasst wurden. Nach seiner Restituirung begiebt sich der helle Fleck, das Keimbläschen, an die Peripherie des Dotters und nimmt die Form eines stumpfen Kegels an. An der äusseren Fläche des letzteren, zwischen ihm und der Dotteroberfläche erscheint ein heller, im optischen Durchschnitt »sichelförmiger Raum«. Aus diesem quellen nun in einer vom Verfasser vollkommen exact beschriebenen Weise die Richtungsbläschen hervor. Ins Bereich der Deutungen gehört die verfehlte Behauptung der »sichelförmige Raum« scheide den »hellen kegelförmigen Fleck« (das Keimbläschen) von der Dotteroberfläche, angeblich ein Beweis dafür, dass die Richtungsbläschen nicht auf dem hellen Fleck entstanden. Ich glaube nämlich ganz entschieden, sowohl auf Warneck's, als auch auf meinen eigenen Beobachtungen fussend,

1) Amöboide Beweglichkeit der Keimbläschendescendenten habe ich neuerdings in ganz exquisiter Weise am Ei der viviparen Aphis rosae constatiren können. Ich benutze einen freien Raum auf der diesem Aufsatze beigefügten Tafel um eine hierauf bezügliche Abbildung zu publiciren (Fig. 28).

Digitized by Google

den »sichelförmigen Raum« für die naturgemäss am meisten durchsichtige peripherische Schicht des Keimbläschens erklären zu müssen. — Zeitweiliges Unsichtbarsein von Furchungskernen hat unser Verfasser häufig beobachtet und dabei die Existenz der scheinbar fehlenden Kerne durch Zerquetschen von Dotterballen nachgewiesen. Es fehlt nur die Wahrnehmung activer Formveränderungen an den Furchungskernen als Erklärung für ihr Unsichtbarwerden. Für das Vorhandensein amöboider Beweglichkeit sprechen übrigens WARNECK's eigene Abbildungen, so für die des Keimbläschens die Fig. 3′—5″. Hervorheben will ich noch, dass WARNECK die Vermehrung durch Theilung auch am Keimbläschen direct beobachten konnte, während mir selbst, aus Mangel an Material, dies nur für die Furchungskerne gelang.

LEREBOULLET (l. c. p. 90) sah im Centrum des frischgelegten Eies eine kleine durchsichtige Stelle (une petite sphère transparente; cf. Taf. XI, Fig. 1). Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass dies das durchschimmernde Keimbläschen war. Wenn aber der Verfasser im ausgequetschten Dotter nicht ein, sondern zwei helle, einander genäherte Bläschen gefunden hat (Fig. 2—4), so können wir wohl zunächst an die beiden WARNECK'schen Bläschen denken. Allerdings lässt LEREBOULLET die Bläschen rasch, doch ungleich wachsen, später zerreissen oder sich lösen, und alsdann vollständig verschwinden; doch scheinen diese letzteren Wahrnehmungen blos an ein und demselben ausgequetschten Präparate inmitten der Dottermasse gemacht worden zu sein, und dürfte man ihnen daher wohl kaum viel Gewicht beilegen können. Zwei Stunden nach dem Ablegen der Eier will LEREBOULLET im Dotter, statt der früheren zwei, nunmehr vier ganz ähnliche Zellen oder centrale Bläschen bemerkt haben; was durch ein gelegentliches amöboides Zerfallen des Keimbläschens sehr wohl zu erklären wäre. Einige Zeit darauf konnte LEREBOULLET in anderen Eiern des nämlichen Laiches keine centralen Bläschen wiederfinden (p. 91), was bei der amöboiden Form und sehr zarten Beschaffenheit des Keimbläschens und seiner Theilstücke, namentlich bei einer beschränkten Anzahl von Beobachtungen, sehr natürlich ist. In den beiden ersten Furchungskugeln hat unser Verfasser, je ein den oben erwähnten ähnliches Bläschen gesehen, jedoch nicht immer, woraus er auf ein Schwinden derselben schliesst (p. 93); allerdings ohne genügenden Grund, denn WARNECK konnte, wie wir sahen, die unsichtbar gewordenen Furchungskerne durch Zerquetschen der betreffenden Keime sichtbar machen und nach meinen Erfahrungen, lässt sich ja das temporäre Schwinden dieser Kerne durch ein amöboides Zerfliessen erklären. Die Furchungskerne

Digitized by Google

werden von Lereboullet, wie auch von den älteren Embryologen überhaupt rund abgebildet.

An den Eiern nahe verwandter Formen, nämlich denen von Limnaeus auricularis und Succinea Pfeifferi, hat Bütschli [1]) (p. 206) Beobachtungen angestellt, welche hier durchaus angeführt zu werden verdienen. Derselbe erwähnt eines erkennbaren Restes des Keimbläschens und nimmt mithin ein blos unvollständiges Schwinden dieses Gebildes an. Er hebt hervor, dass bei Limnaeus dicht unterhalb der Stelle, wo die Richtungsbläschen dem Dotter aufsitzen, in der hellen protoplasmatischen Materie, die sich schon vor der Ausstossung der Richtungsbläschen angesammelt hat, die Neubildung des Kernes »der ersten Furchungskugel« beginnt. Hier entstehen bis acht oder vielleicht noch mehr kleine, bläschenförmige, sehr helle Kerne. Letztere sollen wachsen und sich successive vereinigen, so dass schliesslich drei oder zwei grosse Kerne restiren, die sich endlich auch noch zu einem einzigen vereinen. Bei Succinea sah Bütschli nicht mehr als zwei Kerne entstehen, die ausserdem weit auseinander lagen, der eine z. B. unter den Richtungsbläschen, der andere nahezu im Aequator des Dotters; schliesslich vereinigten sie sich jedoch auch hier zu einem grossen Kern. Bei derselben Art will der Verfasser auch das Heranwachsen eines dieser Kerne aus einem sehr kleinen Anfang am lebenden Ei gesehen haben. Dass die Kerne der »Furchungskugeln zweiter Generation« in gleicher Weise aus kleinen Anfängen hervorwuchsen, will er (ebenfalls bei Succinea) deutlich beobachtet haben, doch kann er nicht mit Sicherheit angeben, ob sich hier nur ein neuer Kern bildete oder auch ursprünglich mehrere entstanden, die dann zusammenflossen. — Es dürfte wohl kaum geleugnet werden können, dass die soeben fast wörtlich citirten Wahrnehmungen von Bütschli sich ganz gut mit denen von Warneck und Lereboullet sowohl, als auch den meinigen in Einklang bringen lassen. Sie scheinen sämmtlich durch die amöboide Thätigkeit des Keimbläschens und seiner Descendenten erklärbar.

Der neueste Forscher, welcher, meines Wissens, die Rolle des Keimbläschens bei der Furchung, anknüpfend an eigene Untersuchungen am Limnaeus-Ei, berührt hat, ist Rabl (l. c. p. 197). Derselbe meint alle competenten (sic!) Beobachter stimmten darin überein, dass das Keimbläschen bald nach der Befruchtung verschwinde und erst unmittelbar vor dem Beginn der Dotterfurchung wieder zum Vorschein komme. »Es theilt sich dann alsbald in zwei gleiche Hälften, um welche herum

1) Bütschli, O., Vorläufige Mittheilung über Unters. betreffend d. ersten Entwickelungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Diese Zeitschrift. Bd. XXV. 1875. p. 201—213.



Digitized by Google

sich der Dotter in kugelige Ballen zusammenzieht (Taf. VII, Fig. 5)«. In Bezug auf diese so allgemein gefasste Aeusserung lässt sich nur die ebenso allgemein gefasste Vermuthung anführen, dass jeder zeitweilige Schwund des Keimbläschens durch amöboides Undeutlichwerden erklärbar ist.

Ganz vortrefflich schliessen sich meine Beobachtungen den neuerdings von BOBRETZKY[1]) an einigen marinen Gasteropoden gemachten an. In einem, bereits mit Richtungsbläschen versehenen, gepressten Ei von Nassa mutabilis konnte unser Forscher das Keimbläschen, allerdings nur ausnahmsweise beobachten, und zwar als ganz homogenes, wasserhelles, unmittelbar unter der Oberfläche des Eies liegendes Gebilde; doch fand sich statt seiner an der Oberfläche der übrigen Eier ein kleiner, weisslicher mit den Richtungsbläschen verbundener Fleck, — nach meinem Dafürhalten ein Abschnitt des ganz oder nur theilweise an die Oberfläche des Eies gerückten Keimbläschens. Alles, was BOBRETZKY in seiner schönen Arbeit über die einfachen und doppelten, die Keimbläschen und die Furchungskerne deplacirenden strahligen Figuren, sowie auch die zwischen ihnen befindlichen muthmasslichen Reste der angeblich verschwindenden, sich lösenden Kerne sagt und abbildet, lässt sich, wie mir deucht, ohne Weiteres durch Supponirung einer amöboiden Beweglichkeit des Keimbläschens und seiner Descendenten erklären.

Behufs einer weiteren Verallgemeinerung der von mir bisher an Insecten, Würmern und Schnecken über die Lebensthätigkeit des Keimbläschens gewonnenen Erfahrungen, sei es mir hier gestattet aus der Schatzkammer der Literatur nur noch einige, andere Thierklassen betreffende Beobachtungen von STRASBURGER, FOL und FLEMMING heranzuziehen.

STRASBURGER[2]) (p. 189, Fig. 2—4, 6—7) nimmt am Ei von Phallusia mamillata eine körnchenfreie und farblose Hautschicht an. Diese verdickt sich an unbestimmter Stelle und bildet eine Anschwellung, welche, von der Fläche betrachtet, annähernd kreisförmig umschrieben ist, im optischen Durchschnitt dagegen etwa spindelförmig erscheint, und welche, wie mir deucht, das an die Peripherie des Dotters gerückte Keimbläschen ist. Die die Anschwellung bildende Masse soll sich darauf gegen eine, in ursprünglicher Stärke zurückbleibende Hautschichtlage abspalten und zwar in Gestalt eines in das Innere des Dotters eintauchen-

1) BOBRETZKY, N., Studien üb. die embryonale Entwickelung d. Gasteropoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. p. 95—169. Taf. VIII—XIII.

2) STRASBURGER, E., Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875. 8. 265 S. 7 Taf.

Digitized by Google

den Sackes. Welche optischen Bilder zur Annahme gerade eines Sackes Veranlassung gegeben, sagt STRASBURGER nicht. Später fängt der muthmassliche, aus homogenem Protoplasma bestehende Sack an sich zu einem sphäroiden Körper zusammenzuballen. Unterdessen haben sich radiäre Strahlen um den so gebildeten Kern angeordnet. Abgesehen von der angeblich den Dotter umgebenden besonderen Hautschicht, deren Natur mir räthselhaft scheint, — es sei denn, dass sie als Kunstproduct[1]) oder einfach als durchsichtigere Randpartie des Dotters gedeutet würde, — lassen sich die thatsächlichen Angaben sowohl, als auch besonders die Zeichnungen des Verfassers vortrefflich von dem im gegenwärtigen Aufsatze vertretenen Standpuncte aus erklären.

Dasselbe gilt, und zwar womöglich in noch höherem Grade, für die Angaben von FOL[2]) (p. 475) über das Geryoniden-Ei. »Zunächst wird der Eikern oder das Keimbläschen heller, verschwommener. Seine Gestalt wird unregelmässig und ändert sich vielfach. Nach einigen Secunden verschwindet dieses Gebilde gänzlich vor dem bewaffneten Auge. Setzen wir aber gerade in diesem Augenblicke etwas Essigsäure hinzu, so kommt der Rest, gleichsam nur eine Andeutung des früheren Kernes, wieder zum Vorschein (Taf. XXIV, Fig. 2 *n*). Auf beiden Seiten dieser Kernüberbleibsel zeigen sich zwei Protoplasmaanhäufungen, deren dicht angesammelten Körnchen zwei regelmässige, sternförmige Figuren darstellen. Die Strahlen dieser Sterne werden von in geraden Linien aneinander gereihten Körnchen gebildet. Mehrere solche Linien reichen von einem solchen Stern- oder Anziehungscentrum in einem Bogen zum andern, indem sie die Reste des Keimbläschens umfassen. . . . Hätten wir mit dem Zusatz des Reagens noch einige Secunden gewartet, so hätten wir vom Keimbläschen keine Spur mehr angetroffen (wie in Fig. 11 *h*, *h*). Die Sterne sind dann schon weiter auseinander gerückt, zeigen aber immer noch die gleiche Beschaffenheit. Sie sind auch ohne Essigsäurezusatz, jedoch sehr undeutlich sichtbar«. Bei jeder späteren Theilung soll sich das eben geschilderte Verschwinden des »Kernes« wiederholen und zwei neue Anziehungsmittelpuncte erscheinen. Aus den hier gesperrt gedruckten Worten des Verfassers ist zu ersehen, dass auch er Gestaltveränderungen direct am Keimbläschen gesehen, jedoch ohne sie als activ zu deuten oder überhaupt weiter zu berücksichtigen, während doch gerade active Gestaltveränderungen des Keimbläschens und der

1) STRASBURGER hat seine Beobachtungen meist an Spirituspräparaten angestellt.

2) FOL, H., Die erste Entwickelung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. 1873. p. 471—492. Taf. XXIV u. XXV.



Digitized by Google

Furchungskerne die von Fol angeführten Beobachtungen zu erklären im Stande sind.

Hier lassen sich passend die Beobachtungen einreihen, welche Flemming (l. c. p. 181) über die Segmentation der Rotatorie Lacinularia machte. Auch sie können sehr wohl mit meinen Beobachtungen und Deutungen an Ascaris und Limnaeus in Einklang gebracht werden.

Nachträglich noch besonders hervorgehoben zu werden verdient die strahlige Figur im Umkreis der Furchungskerne. Obgleich man erst in den letzten Jahren auf dieselbe aufmerksam geworden zu sein scheint, so hat sich nichts desto weniger die Zahl der einschlagenden Beobachtungen beträchtlich gehäuft. Es gehören hierher namentlich die von Auerbach, Bütschli, Flemming, Fol, Kowalewsky, Kupffer, Oellacher, Schenck. Die strahlenförmige Figur wurde bereits bei den verschiedensten Thieren wahrgenommen, wie bei Fischen, Gasteropoden, Pteropoden, Tunicaten, Anneliden, Nematoden, Rotatorien u. a. Wir haben es also mit einer sehr verbreiteten Erscheinung zu thun. Im Ganzen herrscht bei den citirten Autoren die Ansicht vor, die strahlenförmigen Figuren wären auf ein Structurverhältniss des Dotters zu beziehen. Meine früheren Beobachtungen am Ascaridenei zwangen mich dieser Ansicht entgegenzutreten und die Strahlen für Pseudopodien der Furchungskerne zu halten; zwischen ihnen müssen eo ipso auch die Dotterkörnchen sich strahlenförmig lagern. Dieses Resultat bin ich nunmehr im Stande auf Limnaeus auszudehnen, und so dürfte wohl der Nachweis ähnlicher Strahlen für die übrigen Thiere einen Rückschluss auf die amöboide Beweglichkeit der Furchungskerne gestatten. Die Strahlen mit einer etwaigen Karyolyse (Auerbach) in Zusammenhang zu bringen möchte sich nach dem eben Angeführten von selbst verbieten.

Soll das Keimbläschen persistiren und bei der Embryonalentwickelung eine grosse Rolle, ja wie ich anzunehmen nicht abgeneigt bin, sogar die Hauptrolle spielen, so wird man ohne Zweifel auch nach den Schicksalen des Keimfleckes zu fragen haben. Im amöboid gestalteten Keimbläschen unseres Mollusks habe ich bisher keinen Keimfleck sehen können, im ruhenden, d. h. concentrirten, abgerundeten möchte er wohl, der Analogie nach zu schliessen, leicht wahrnehmbar sein. Als hochgradig amöboides, zum Zerfliessen und Zerfallen sehr geneigtes Gebilde, dürfte er sich leicht dem mannigfachen proteïschen Formwechsel des Keimbläschens anpassen. Ein jeder grösserer Abschnitt des letzteren könnte mithin leicht Theilstücke des Keimfleckes bergen, ohne dass diese sofort wahrnehmbar zu sein brauchen. Als solche Theilstücke dürften die Kerne der Richtungsbläschen, dieser ersten Sprösslinge des Keimbläschens aufzufassen sein. An den hochgradigen amö-

Digitized by Google

boiden Eigenschaften des Keimfleckes festhaltend, brauchen wir, um das Auftreten der Kernkörperchen in den Furchungskernen zu erklären, unsere Zuflucht weder zu einer Neubildung, noch zu einer Einwanderung von aussen zu nehmen.

Die Einwanderung der Furchungs-Kernkörperchen von aussen, aus dem Dotterprotoplasma, wurde bekanntlich als Hypothese unlängst von AUERBACH [1]) aufgestellt. An einer anderen Stelle seiner Schrift (p. 80 ff.) plaidirt dieser Gelehrte für den, wenigstens ursprünglich »enucleolären« Zustand der Furchungskerne. So konnte er in isolirten Furchungskernen der in der Segmentation nicht allzuweit fortgeschrittenen Froscheier, welche bald mit, bald ohne Hülfe von Reagentien untersucht wurden, etwas einem Nucleolus ähnliches nicht wahrnehmen. In dieser Beziehung glaube ich von mehr Glück sagen zu können, denn es gelang mir, selbst ohne weitere Mühe, in zerquetschten Furchungskugeln keimbläschenartige Gebilde mit amöboiden, theils runden, theils sternförmigen Kernen zu finden (die betreffenden Froscheier wurden frisch in dem sie umgebenden Eiweissschleime zerdrückt). »Am dritten Tage finden sich übrigens, — nach AUERBACH's eigener Aussage, — Kerne mit Nucleolus, sowie solche im Uebergangsstadium d. h. mit einer centralen, mehr oder weniger ausgedehnten wolkigen Trübung, welche gewöhnlich im Centrum am deutlichsten ist und sich nach der Peripherie hin ins Undeutliche verliert. Je kleiner sie ist, desto mehr markirt sich im Centrum eine auffallend dunkle Stelle, ein unbestimmt begrenzter und von einem kleinen wolkigen Hofe umgebener Nucleolus. Weiterhin vermisst man auch diesen Hof und es fehlt dem dunklen Centrum nur noch die scharfe Grenze und ausgesprochene Kugelform, um dem fertigen Nucleolus zu gleichen« (p. 83). Den hier mit gesperrter Schrift citirten ähnliche Beobachtungen lassen sich, wie ich fand, vortefflich an den »Furchungskernen« der Insecten anstellen und beruhen daselbst zweifellos auf einer wechselweisen amöboiden Ausdehnung und Zusammenziehung der »Nucleoli« (Eiröhren p. 25, 28, 36, 39, 84). Die Existenz der letzteren wurde übrigens von den bisherigen Forschern übersehen, und bildet ihr angebliches Fehlen bei Musca vomitoria, nach AUERBACH, ein Argument zu Gunsten des enucleolären Zustandes der Furchungskerne.

Kehren wir nun zum Keimbläschen zurück. Die in der gegenwärtigen sowohl als auch meinen früheren Arbeiten bekämpfte Annahme, das Keimbläschen gehe vor Eintritt der Embryonalentwickelung zu

1) AUERBACH, L., Organologische Studien. Zur Characteristik und Lebensgeschichte d. Zellkerne. Breslau 1874. 8. 262 S. 4 Taf.

Digitized by Google

Grunde, dürfte sich neuerdings wohl zum guten Theil unter dem Drucke theoretischer Anschauungen Bahn gebrochen haben; handelt es sich doch darum zu demonstriren, dass die Eizelle sich zunächst in ein kernloses Wesen, ein Moner zu verwandeln habe[1]. Durch diese Auffassung wird der Lehre von der onto-phylogenetischen Parallele scheinbar die Krone aufgesetzt. Obgleich selbst, mutatis mutandis, ein Anhänger dieser Lehre, kann ich mich nichts desto weniger nicht von der richtigen Anwendung derselben auf den vorliegenden Fall überzeugen. Zwar sind allerdings homogene, kernlose Schleimklümpchen (Moneren) als die ersten Urwesen, und mithin auch ersten Stammformen aller, auch der höchsten Organismen, aufzufassen, doch folgt hieraus noch keineswegs, dass alle gegenwärtigen Organismen, so namentlich die Metazoen, ein Monerulastadium durchzumachen haben. Würde sich das thierische Ei nach dem von Götte prätendirten Modus, d. h. als blosse unorganisirte Ausscheidung des mütterlichen Organismus, bilden, so liesse es sich wohl den muthmasslich als Sedimente entstandenen Urmoneren schon eher an die Seite stellen. Nun wird aber bekanntlich allgemein angenommen, dass das Ei im Ovarium von vorn herein eine fertige, sich in der Jugend durch Theilung vermehrende Zelle sei, ein Descendent anderer Zellen des mütterlichen Organismus. Die Ontogonie erscheint uns ihrem Wesen nach als beständiges Aufsteigen von Stufe zu Stufe auf dem Wege der Complicirung und Differencirung, mit gleichzeitigem Durchlaufen gewisser auf dem Entwicklungswege, aber nicht hinter ihm liegender phylogenetischer Stufen. Nimmt nun aber das Ei als Zelle bereits von Hause aus eine Stufe über dem Moner ein, so dürfte es, meiner Ansicht nach, eher der onto-phylogenetischen Lehre entgegen laufen, wenn dasselbe sich zunächst statt vorwärts, rückwärts entwickeln würde. Das Monerulastadium möchte mithin für die Metazoen ein bereits längst überwundener Standpunct sein. — Doch, gesetzt den Fall, die Natur gefiele sich darin, die Eizelle einer unnützen regressiven Metamorphose zu unterwerfen und sie durch Zerstören des Kernes in eine Cytode zu verwandeln, um sie gleich darauf, wie Manche wollen, als kernhaltige Zelle wieder zu restituiren, so sollte die Natur sich wenigstens hiermit begnügen. Statt dessen lässt sie es, wie eine Anzahl von Forschern will, auch hierbei nicht bewenden; das Ei soll auch jetzt noch seine Reminiscenzen an die Monerula nicht aufgeben können, und in den Furchungskugeln sollen gleichfalls die Kerne schwinden, so dass diese Kugeln sich auch als Monerula theilen[2].

1) Diese, wohl zuerst von Kölliker (Icones histol. 1864. p. 6; Gewebelehre, V. Aufl., p. 111) ausgesprochene Auffassung, wurde bekanntermassen von zahlreichen Autoren discutirt und ausgeführt.

2) Nach Flemming (l. c. p. 128) wäre dieses bei der Teichmuschel die Regel,

Digitized by Google

In meinen oben citirten Arbeiten ist bereits der Versuch gemacht, die ältere Auffassung, dass das Keimbläschen eine Zelle sei, wieder zu Ehren zu bringen. Auch bei der gegenwärtigen Gelegenheit kann ich es nicht unterlassen, nochmals für diese Auffassung zu plaidiren. Einen Anhaltspunct hierfür dürften zunächst die Richtungsbläschen abgeben. Diese histologischen Elemente bieten entschieden den Character von Zellen aus Protoplasma und Kern, ein Umstand, welcher bereits vielfach auch von Anderen betont wurde. Nun treten sie aber andererseits, wie oben bestätigt wurde, als durch einfachen Theilungsact des Keimbläschens entstandene Gebilde, als ältere Geschwister der Furchungskerne auf. Sind daher die Richtungsbläschen Zellen, so möchten auch ihre Mutter- und Schwesterelemente Zellen darstellen.

Ueber den für die morphologische Deutung des Keimbläschens und der Furchungskerne so wichtigen Modus der endgültigen Verwerthung der Furchungskugeln beim Aufbau des Organismus konnte ich am Limnaeus, leider, keine eingehenderen Studien anstellen. Es hätte sich hierbei um die Frage handeln müssen, ob die letzten Furchungskugeln direct als solche oder erst nach Resorption ihrer Dotterrinde die Embryonalzellen bilden. Durch vorsichtiges Zerquetschen einzelner weniger, mehrere Tage alter Keime liessen sich Elemente isoliren, welche der zweiten Ansicht, wenn auch nicht in schlagender Weise das Wort redeten, so doch wenigstens ihr auch nicht direct widersprachen. Fig. 20 stellt einige Elemente eines Embryo dar, welcher in seiner Ausbildung dem von Lereboullet Taf. 12, Fig. 36 abgebildeten entsprach. Sie bestanden meist aus einer, häufig höckerigen, körnigen, zum Theil bis auf einen geringen Saum reducirten Dotterrinde und einem centralen hellen Furchungskern mit rundem oder unregelmässigen primären Kernkörperchen und einem in letzterem enthaltenen kleinen secundären Kernkörperchen. — Auf Fig. 21 sehen wir histologische Elemente eines in seiner Entwicklung weiter vorgerückten Embryos, entsprechend der Fig. 40 von Lereboullet, und in Fig 22 ebensolche Elemente eines der Fig. 53 desselben Gelehrten correspondirenden Embryos. Statt der früheren vier constituirenden Theile glaubte ich nunmehr an den in Rede

doch kämen zuweilen auch zweikernige Furchungskugeln vor. Ohne an die Möglichkeit zu denken, dass das abwechselnde Verschwinden und Wiederauftauchen der Furchungskerne durch amöboide Beweglichkeit derselben bedingt sein könnte, greift der Verfasser zu zwei, wie mir scheint, gezwungenen Erklärungen. Er meint nämlich, entweder könnten die mit zweikernigen Kugeln ausgestatteten Keime, trotz ihrer anscheinend normalen Weiterentwickelung, pathologisch gewesen sein, oder aber es sei vielleicht unwesentlich ob die Furchungskerne vor oder nach Sonderung des Plasmas in zwei Furchungskugeln entstehen.

Digitized by Google

stehenden Elementen nur drei zu bemerken, nämlich Protoplasma, Kern und Kernkörperchen. Diese liessen sich wohl als Furchungskern, primäres und secundäres Furchungskernkörperchen deuten. Im Durchschnitt schienen die Elemente meist grösser, als die von Fig. 20 gewesen zu sein. Ihr Kern war mit amöboiden Eigenschaften begabt, da er nicht nur öfters eine von der Kugelform abweichende Gestalt besass, sondern auch Formveränderungen an einzelnen Kernen direct beobachtet wurden (Fig. 22, *a*, *a'*, *a''*, *a'''*). Eine Embryonalzelle, welche mit einem von seiner ursprünglichen runden Form abweichenden Kern versehen ist, bietet eine grosse Aehnlichkeit mit dem Keimbläschen eines jungen Eies der Insecten, Myriapoden, Würmer, Säugethiere etc., und zwar wegen des stark amöboiden Keimfleckes. Im sich entwickelnden Ei, gelegentlich auch früher, zeigt freilich auch das Keimbläschen beträchtliche amöboide Bewegungen und ändert seine Gestalt ähnlich dem Keimflecke. Es erscheint daher mir selbst die hier versuchte Deutung der Embryonalzellen noch precair.

Der Auffassung des Keimbläschens als Stammvater der endgültigen Embryonalzellen weit günstiger dürften folgende fragmentarische Beobachtungen an Embryonen von Anodonta sein. Die untersuchten Keime gehörten der Rotationsperiode an und wurden stets ohne Sprengung der Eihaut in einem Tropfen Wasser lebend und ohne Zusatz von Reagentien untersucht.

Fig. 23 stellt einen Embryo von vorn dar. Seine Oberfläche bietet zum grössten Theil ansehnliche, sich wie Pflastersteine vorwölbende, sehr in die Tiefe dringende Elemente (*l*), welche sich namentlich durch ihre mehr oder weniger zahlreichen, wohl die Hauptmasse ausmachenden Vacuolen auszeichnen und in ihrem tieferen, centralen, der Vacuolen entbehrenden Ende den Kern bergen. In Bezug auf den Bau dieser Elemente stimme ich vollkommen mit Flemming (l. c. p. 150, Taf. III, Fig. 5) überein. An der Vorderfläche des Embryos gewahrt man mit Leichtigkeit eine Stelle, welche sich sofort durch den Mangel dieser so characteristischen Elemente auszeichnet, es ist dies der sogen. Wimperschild (*wsch*). Er ist es, welcher hier zunächst in Betracht kommt. Auf dem betreffenden Entwickelungsstadium hatte der genannte Schild bei allen Embryonen eine fast regelmässig sechseckige Gestalt. Die Wimpern, womit er allein, im Gegensatz zu der übrigen, durchaus wimperfreien Oberfläche des Keimes bedeckt ist, trugen ihm seine Bezeichnung ein. Er besteht aus nur wenigen grossen Elementen, welche nicht blos ihrem Ursprunge, sondern auch ihrem ganzen Habitus nach sich als Furchungskugeln documentiren. Ihre Umrisse sind durch gegenseitigen Druck polygonal, ihr Inhalt trübe granulirt. Sie besitzen

Digitized by Google

einen central oder excentrisch gelegenen, meist kugelrunden Kern, nebst kleinem rundlich oder amöboid gestalteten Kernkörperchen, den Homologa der Furchungskerne und ihrer Kernkörper. So war jedoch der Wimperschild nicht bei allen Embryonen des betreffenden Entwickelungsstadiums beschaffen, bei einem Theil derselben zeigte er sich vielmehr merklich verändert (Fig. 24). Es wurden hier nämlich die Dotterkörper seiner Elemente in den verschiedensten Graden der Verschmelzung und Resorption angetroffen. Gleichzeitig erwiesen sich die »Furchungskerne« zahlreicher und kleiner. Ein und derselbe Wimperschild zeigte häufig alle Uebergänge von deutlichen Furchungselementen zu nackten, dicht aneinandergedrängten und verkleinerten Furchungskernen. Diese theils gänzlich von der granulären Dottersubstanz entblössten, theils noch in verschiedenem Grade davon umgebenen oder bedeckten Elemente lassen sich auf eine weite Strecke über das Bereich des Wimperschildes hinaus verfolgen. Wo sie von Dottersubstanz entblösst und dicht aneinander gedrängt sind, dürften sie wohl für Embryonalzellen anzusprechen sein.

An der unteren Fläche, namentlich der etwas weiter vorgerückten Keime, entdecken wir inmitten der grossen vacuolenhältigen Elemente eine zweite, von ihnen freie Stelle, welche allerdings bedeutend weniger, als der Wimperschild in die Augen springt. Es ist dies der sogen. Mittelschild (Flemming, p. 140). Die Form desselben ist rundlich, weniger regelmässig, als die des Wimperschildes. Flemming fand den Mittelschild anfangs aus 6—12, später aus 12—20 sehr kleinen und dicht liegenden Zellen bestehend, deren künstlich gefärbte Kerne sie als rothen Fleck scharf hervorhoben. Auf seinen Abbildungen stellt er die Umrisse der Zellen kaum oder gar nicht dar, so dass wir einfach in eine Intercellularsubstanz eingesprengte Kerne vor uns zu haben wähnen. Auf meinem frischen Präparat (Fig. 25) sehen wir die fraglichen, noch zahlreicheren »Kerne« so dicht zusammengedrängt, dass zwischen ihnen nur Spuren von Intercellularsubstanz bemerkbar sind, wie sie auch zwischen den Zellen echter Epithelien vorkommen. Flemming stellt auf seiner Taf. III, Fig. 5 mehr Zwischensubstanz dar: wohl möglich, dass in früheren Stadien die Quantität derselben eine beträchtlichere ist. Ihrem ganzen Habitus nach bin ich geneigt die den Mittelschild zusammensetzenden offenbaren Descendenten der Furchungskerne, resp. des Keimbläschens, für Embryonalzellen zu halten.

Fig. 26 giebt die Profilansicht eines Keimes, welcher in seiner Entwickelung etwas weiter, als die eben besprochenen, vorgerückt ist. Der Wimperschild (*wsch*) ist auch in dieser Lage gut sichtbar. An ihn schliesst sich abwärts eine Zellengruppe (*vw*), welche zum sogen. Vor-

Digitized by Google

derwulst (FLEMMING) gehört. Sie besteht aus kleinen, platten, sehr dicht zusammengedrängten Elementen, ohne erhebliche Spuren von Zwischensubstanz. Diese Elemente entsprechen, ihrem Character nach, denen des Mittelfeldes und mithin dem Keimbläschen und den Furchungskugeln. Durch allmäliches Auflösen und Zusammenfliessen der »Dotterballen« gehen die Elemente des Wimperschildes in die der Seitenzone *b* über, so dass wir hier eine gemeinsame Grundsubstanz mit eingesprengten »Furchungskernen« vor uns haben, welche rund, rundlich oder deutlich amöboid gestaltet sind. (Auch im Wimperschild weist übrigens eine nicht selten vorkommende Formabweichung auf amöboide Beweglichkeit der Furchungskerne hin.) Die Zone *b* geht ihrerseits nach oben zu in die Rückenzone *a* über; und zwar geschieht dies unter successivem Schwund der Dottermolekel in der Grundsubstanz und unter Grössenabnahme und näherem Zusammendrängen der eingesprengten Elemente. Dem ungeachtet bleibt auch in der Rückenzone eine immerhin noch erhebliche Menge von klarer Grundsubstanz bestehen. Die Seitenzone *b* wird durch eine, wegen eingelagerten Dotterkörnchen verwischten Grenze von der sich ihr nach unten zu anschliessenden Bauchzone *c* getrennt, welche aus den oben erwähnten, vacuolenhaltigen Elementen besteht.

An noch etwas älteren Embryonen (Fig. 27) findet man eine der Rückenlinie entlang laufende Rinne — die Anlage des Schlosses. Nach vorn gabelt sie sich, wobei ihre beiden, in einem Winkel von 60° zueinander stehenden Ausläufer zunächst den Wimperschild umfassen. Dieser zeigt entweder ausnahmsweise noch deutliche, wenn auch durch Verlust der Dotterkörnchen erblasste Elemente mit dem Character der Furchungskugeln. In den meisten Fällen wurde jedoch der Wimperschild aus zarten, platten keimbläschenartigen Zellen mit einem Minimum von Zwischensubstanz zusammengesetzt. Die ganze Seitenfläche des Keimes, mit Ausschluss des unteren Viertels, ist von kleinen, rundlichen, zum Theil eckigen Zellen (»Furchungskernen«) mit deutlichem Kern bedeckt. Dieselben sind kleiner, als im vorhergehenden Stadium, dichter aneinander gedrängt, und weisen hier mehr, dort weniger Intercellularsubstanz auf. Die vacuolenhaltigen Elemente der Bauchzone sind auf das untere Viertel des Keimes zurückgedrängt. Seiten- und Bauchzone erscheinen durch die bogenförmigen Ausläufer der Schlossrinne von einander geschieden.

Die weiteren Schicksale der im Laufe der Embryonalentwickelung sich allem Anscheine nach von ihrer Dotterrinde säubernden Embryonalzellen, dieser muthmasslichen Descendenten der Furchungskerne, und mithin auch des Keimbläschens, habe ich bisher nicht weiter verfolgt. Dennoch hoffe ich in dem Vorstehenden eine weitere Ergänzung zum

Digitized by Google

VII. Capitel (p. 120—135) meiner am Eingange citirten Schrift über die Eiröhren der Insecten geliefert zu haben. Unter dem Titel »Vergleichende Skizzen zur Morphologie des Eies« versuchte ich daselbst eine Reihe früherer, zum Theil durch eigene Beobachtungen ergänzter Angaben zusammenzutragen, welche für das Keimbläschen als primäre Eizelle sprechen dürften. Es beziehen sich diese Angaben auf Insecten, Arachniden, Crustaceen, Würmer, Mollusken, Fische, Amphibien, Vögel und Säugethiere, und gehören namentlich folgenden Forschern an: PURKINJE, BAER, R. WAGNER, BARRY, MECKEL, HENLE, BISCHOFF, STEIN, STEINLIN, LEREBOULLET, HUXLEY, QUATREFAGE, LEUCKART, NELSON, THOMPSON, PAGENSTECHER. Das wesentliche Moment im Furchungsprocesse bei allen Thieren wird von mir in der Theilung des Keimbläschens gesucht, dessen Descendenten sich früher oder später vom Dotter befreien. Die Befreiung der Keimbläschendescendenten (resp. Embryonalzellen) von der Dottersubstanz geschieht entweder durch Herauspressen aus dem gefurchten oder ungefurchten Dotter (Insecten, Crustaceen) oder durch Resorption der Dotterballen in ihrem Umkreise (Frosch). Die ältere Ansicht von der Existenz primärer, den Furchungskernen und secundärer, den Furchungskugeln entsprechender Zellen im ausgebildeten Organismus wird von neuem in Erwägung gezogen.

St. Petersburg, im Herbst 1876.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. XXVII, Fig. 1—28.

Fig. 1—28. Limnaeus.

Fig. 1. Frischgelegtes Ei mit amöboidem, dendritisch-sternförmigem Keimbläschen.

Fig. 2—4. Austritt der Richtungsbläschen.

Fig. 5. Nach dem Austritt der Richtungsbläschen hat sich der Rest des Keimbläschens mehr ins Innere des Dotters zurückgezogen.

Fig. 6. Ein Ei, dessen Keimbläschen unsichtbar geworden war, comprimirt.

Fig. 7—16. Successive Segmentationsstadien ein und desselben Eies. Der Keim erscheint abwechselnd kugelig und gelappt, die Furchungskerne bald sichtbar, bald unsichtbar.

Fig. 17. Keim im Gastrulastadium.

Fig. 18. Keim mit acht Furchungskugeln gesprengt; *a*, *a'*, *a''* und *b*, *b'* zwei Furchungskugeln und ihre Kerne in verschiedenen Momenten.

Fig. 19. Weiter entwickelter Keim; die Randpartien im optischen Durchschnitt. *a* Richtungsbläschen? Eine Dotterhaut umspannt deutlich den Keim.

Digitized by Google

Fig. 20—22. Histologische Elemente verschiedener Embryonen; *a*, *a'*, *a''*, *a'''* ein und dasselbe Element in verschiedenen Zeitpuncten.

Fig. 23—27. Anodonta.

Fig. 23. Ein Keim von vorne, um den aus deutlichen Furchungselementen gebildeten Wimperschild (*wsch*) zu zeigen, *l* vacuolenhaltige Elemente.

Fig. 24. Elemente des Wimperschildes eines anderen ähnlichen Keimes.

Fig. 25. Der von vacuolenhaltigen Elementen umgebene Mittelschild eines in seiner Entwickelung etwas weiter vorgeschrittenen Keimes.

Fig. 26. Seitenansicht eines noch etwas weiter entwickelten Embryos; *a* Rückenzone, *b* Seitenzone, *c* Bauchzone, *wsch* Wimperschild, *vw* Elemente des Vorderwulstes.

Fig. 27. Keim mit Schloss- und Muschelanlage, vom Rücken aus gesehen, *wsch* Wimperschild.

Fig. 28. Aphis.

Spitze einer Ovarialröhre. *A* Endkammer, *B* Eikammer, *a* runder Keimbläschendescendent mit amöboid zerflossenem, sternförmigen Kern, *b*, *b* ein anderer Keimbläschendescendent in amöboider Bewegung begriffen.

---

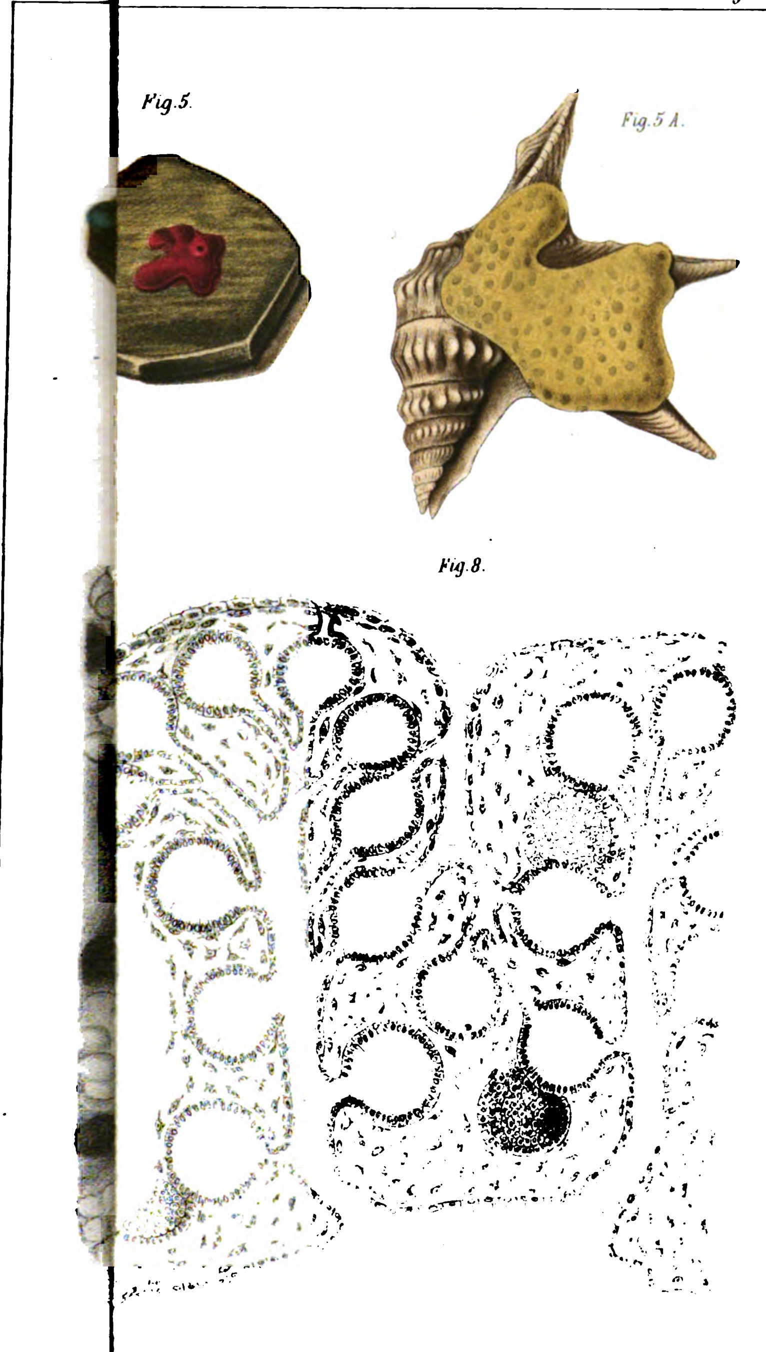
Neuer Verlag von Theobald Grieben in Berlin.
**Bibliothek für Wissenschaft und Literatur 11. Band.**

**Reden und Aufsätze** **naturwissenschaftlichen, pädagogischen und philosophischen Inhalts** von **Th. H. Huxley,** Prof. in London. Deutsche autorisirte Ausgabe, nach der 5. Auflage des englischen Originals herausgegeben von **Fritz Schultze,** ord. Professor am Polytechnikum zu Dresden. 6 Mark.

Gerade in unsern Tagen, wo immer vernehmbarer der Ruf nach Wiedervereinigung der Philosophie und der empirischen Wissenschaften laut wird, wird es für jeden an der geistigen Entwicklung unserer Zeit Theilnehmenden von hohem Interesse sein, ein Werk kennen zu lernen, aus dem glänzend hervorleuchtet, in wie ausgezeichneter Weise sich diese Wiedervereinigung bei einem der hervorragendsten englischen Naturforscher bereits vollzogen hat. Durchweg klar, populär und doch gründlich geschrieben, erlebte das Original in kurzer Zeit die fünfte Auflage. — Inhalt: Dringlichkeit der Verbesserung des naturwissenschaftlichen Unterrichts. Schwarze und weisse Emancipation. Freisinnige Erziehung und ihre Fundstätte. Nachtisch-Rede über wissenschaftlichen Unterricht. Pädagogischer Werth der Naturwissenschaften. Das Studium der Zoologie. Physische Grundlage des Lebens. Wissenschaftlicher Gehalt des Positivismus. Ein Stück Kreide. Geologische »Gleichzeitigkeit« und »persistente Lebenstypen«. Reform der Geologie. Ursprung der Arten. Descartes' »Abhandlung über die Methode des richtigen Vernunftgebrauchs und der wissenschaftlichen Wahrheitsforschung.«

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

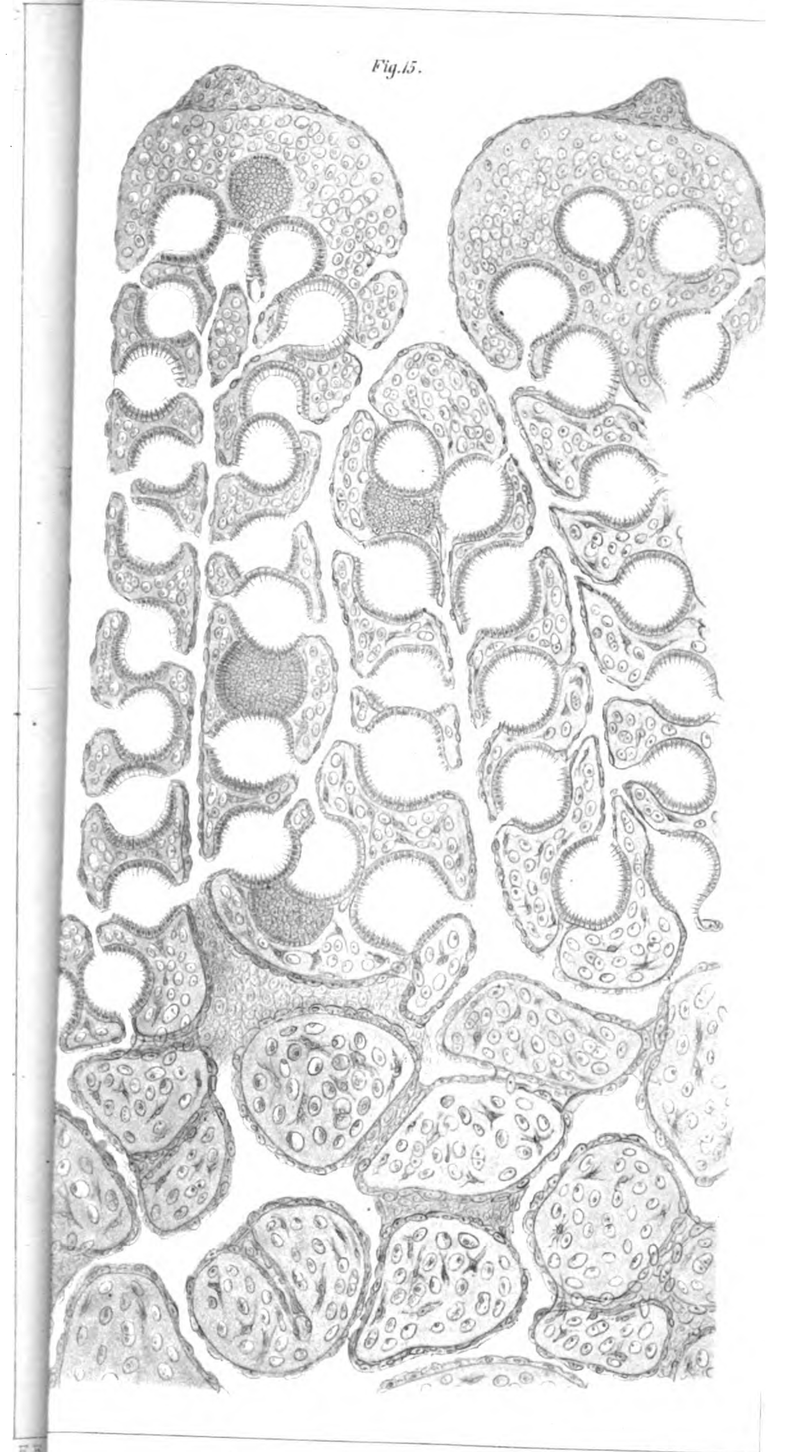



F. E. Schulze

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google




F. B

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

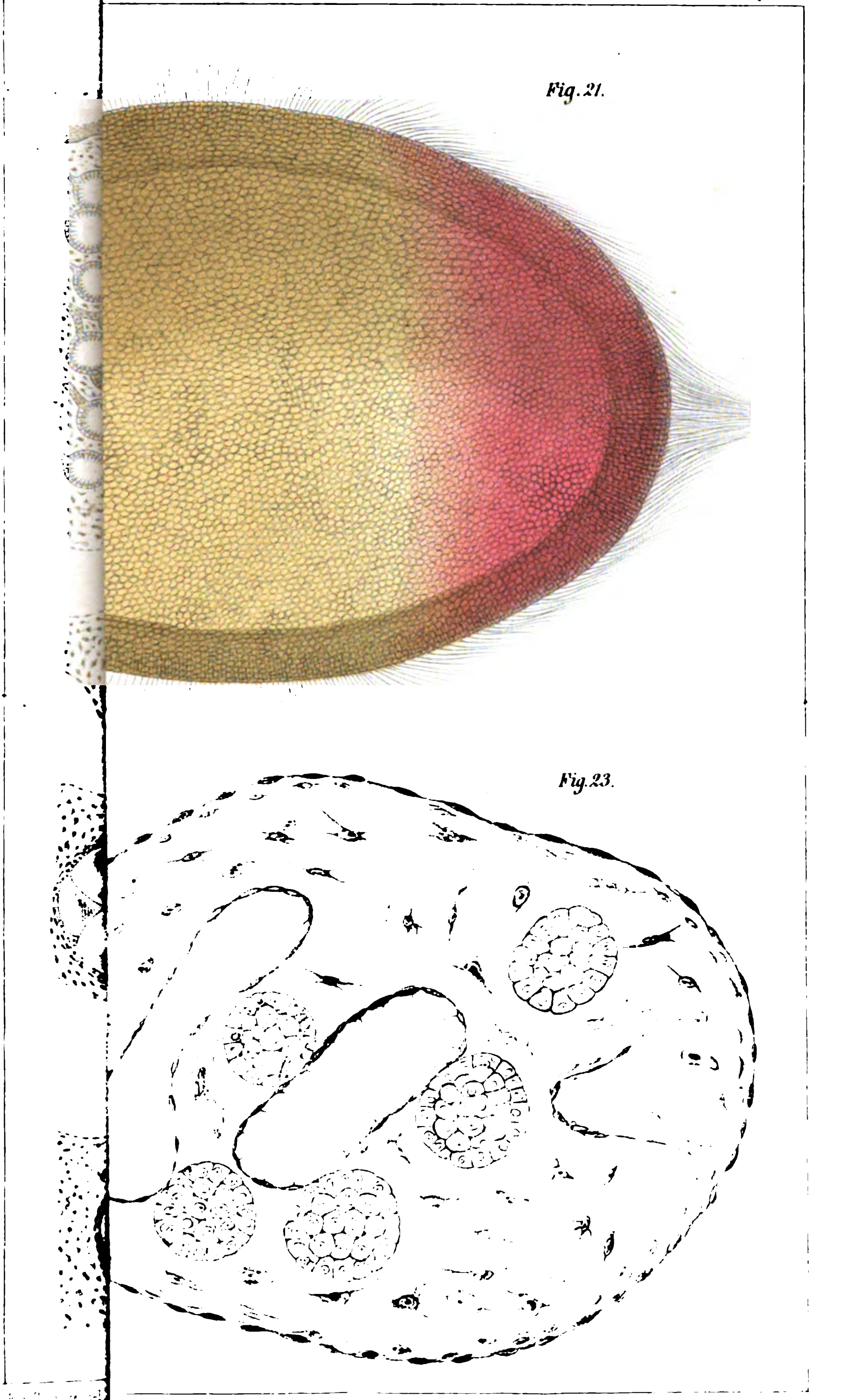
Digitized by Google

Digitized by Google

Zeitschri

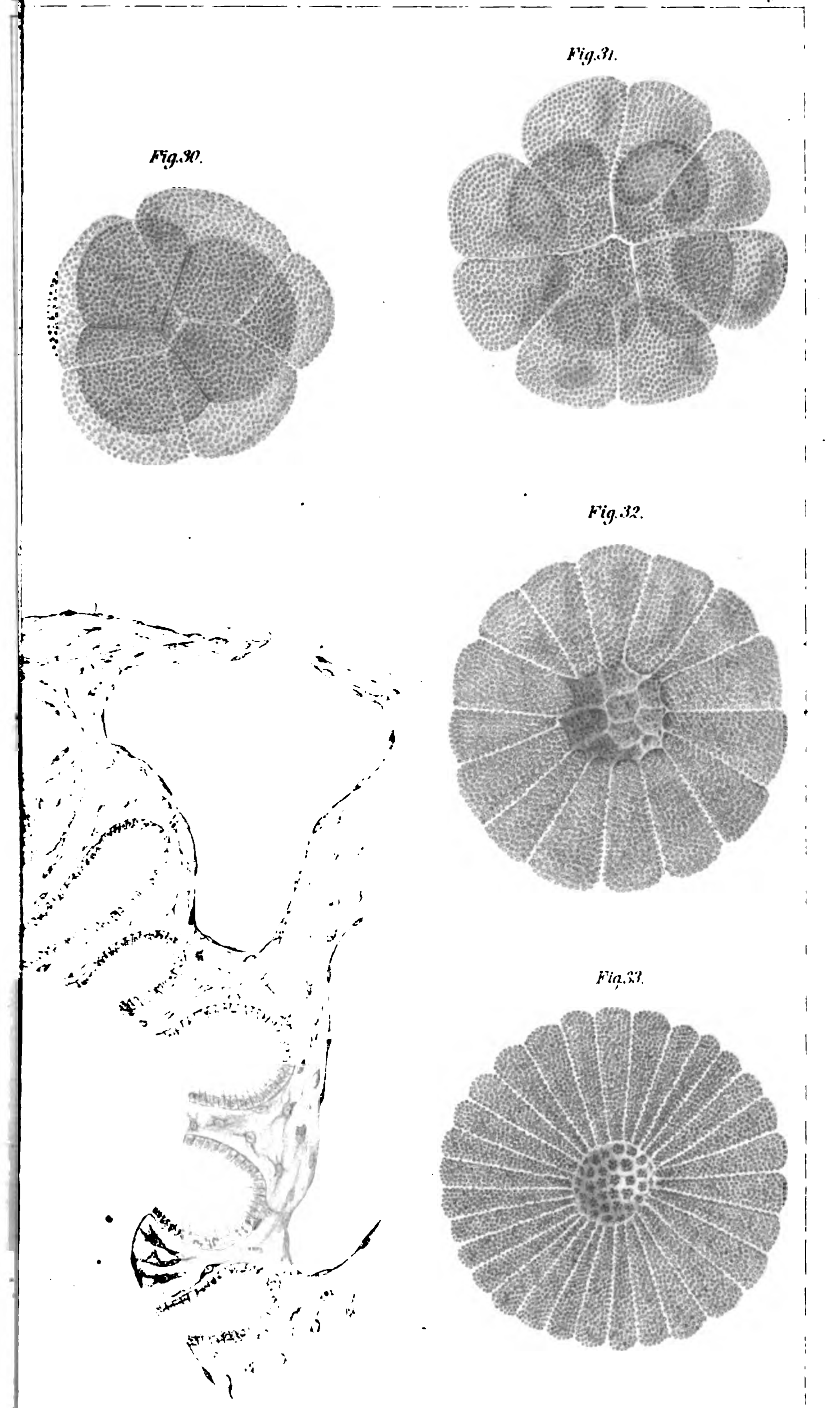
Digitized by Google

Digitized by Google



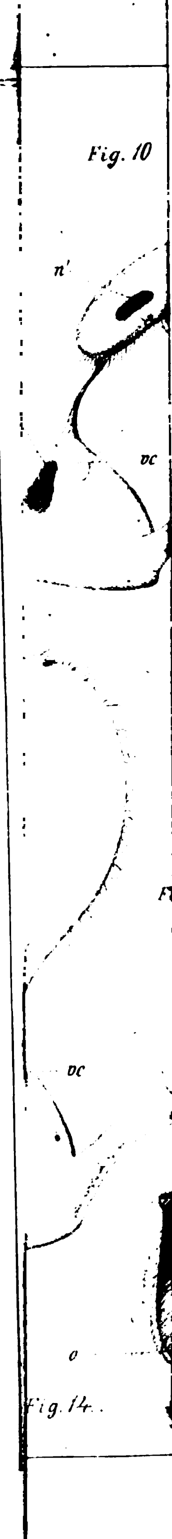

Digitized by Google

Digitized by Google




Digitized by Google

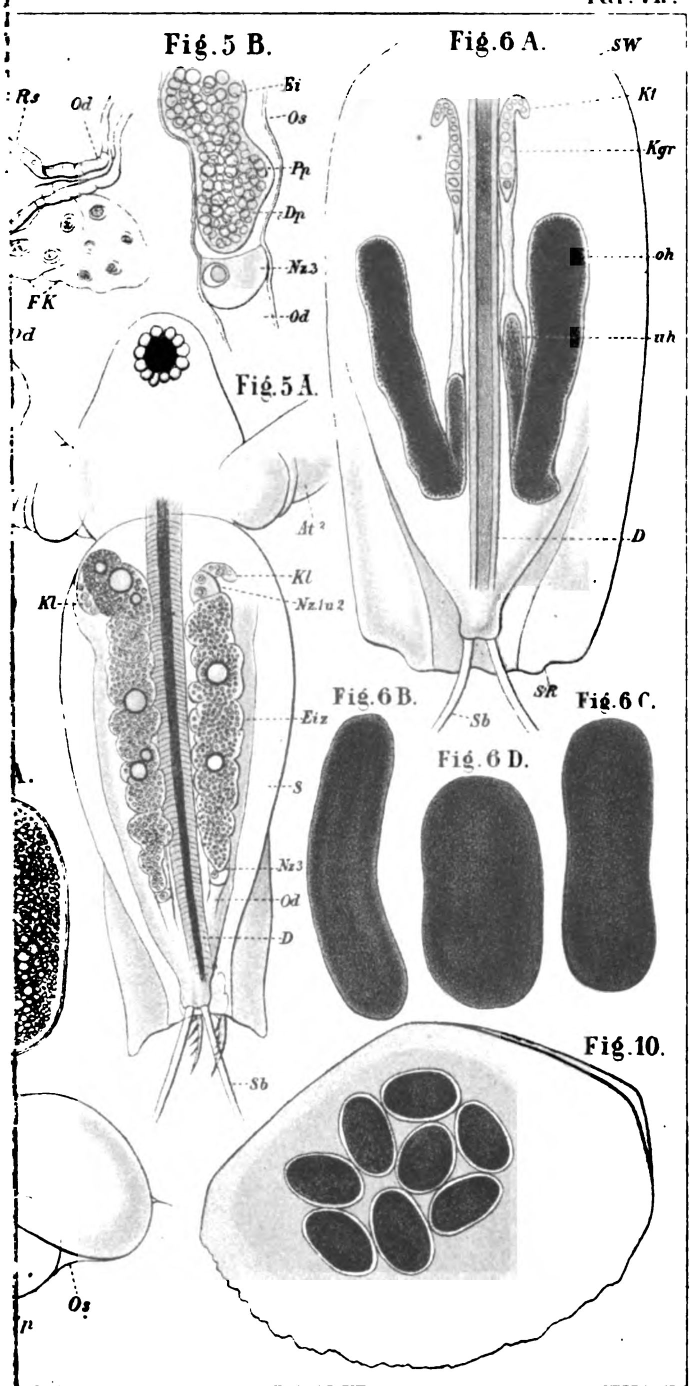
Digitized by Google




Digitized by Google

Digitized by Google

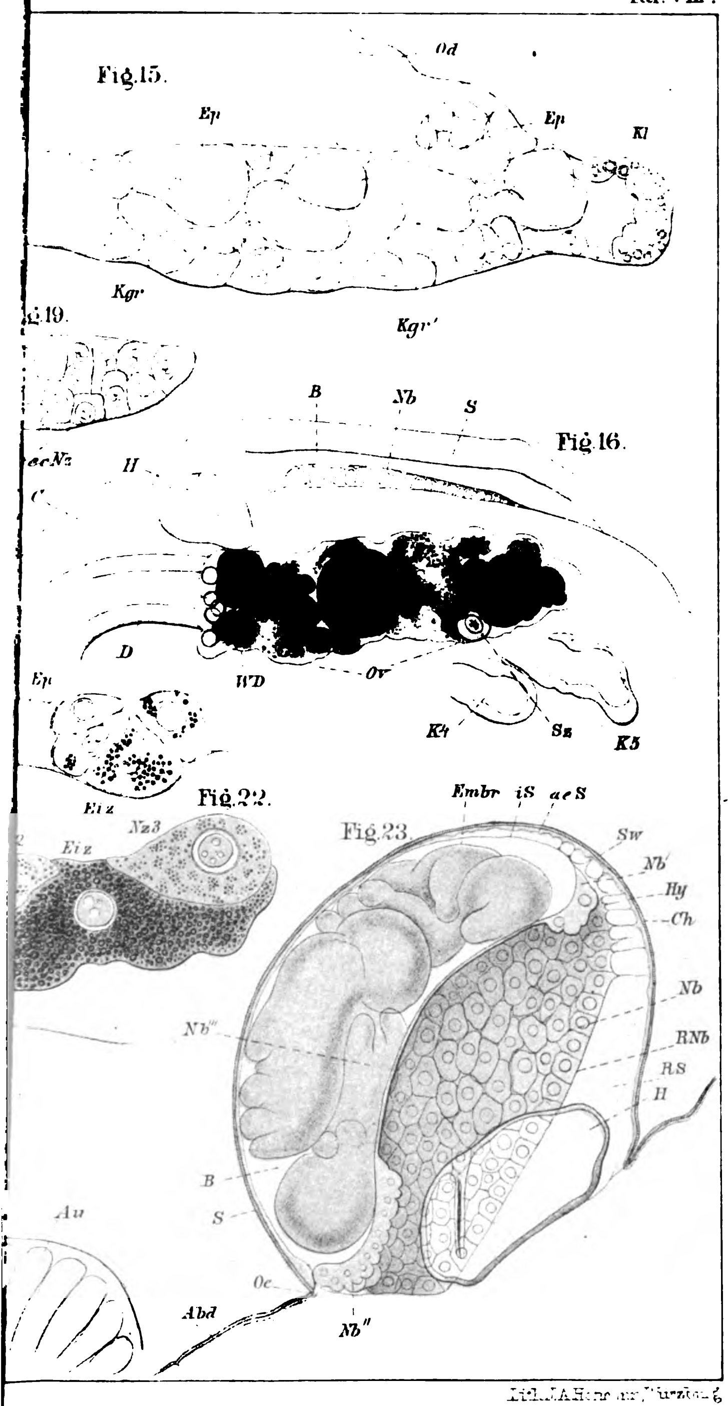
Taf. VII.




Lith J.A. Hofmann, Würzburg

Digitized by Google

Digitized by Google

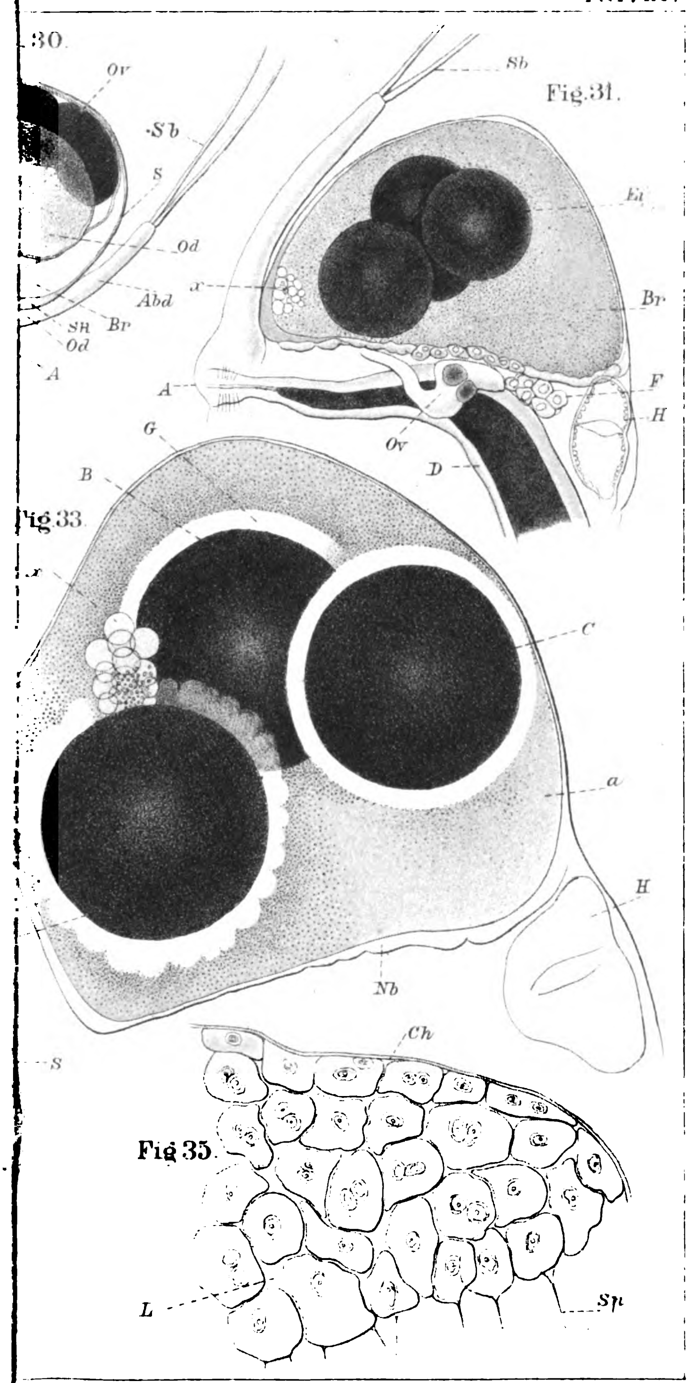



Lith. J.A. Hofmann, Würzburg

Digitized by Google

Digitized by Google

Taf. IX.

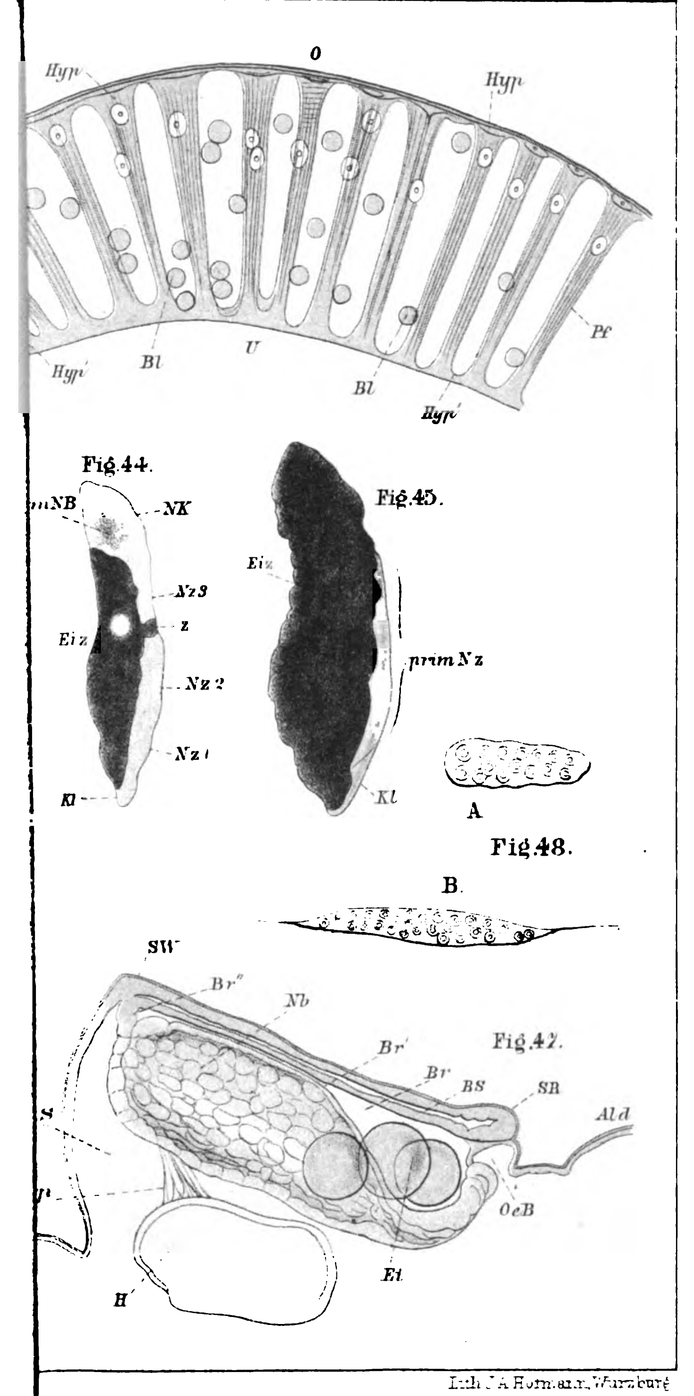



Lith. J. A. Hofmann Würzburg.

Digitized by Google

Digitized by Google

Taf. X

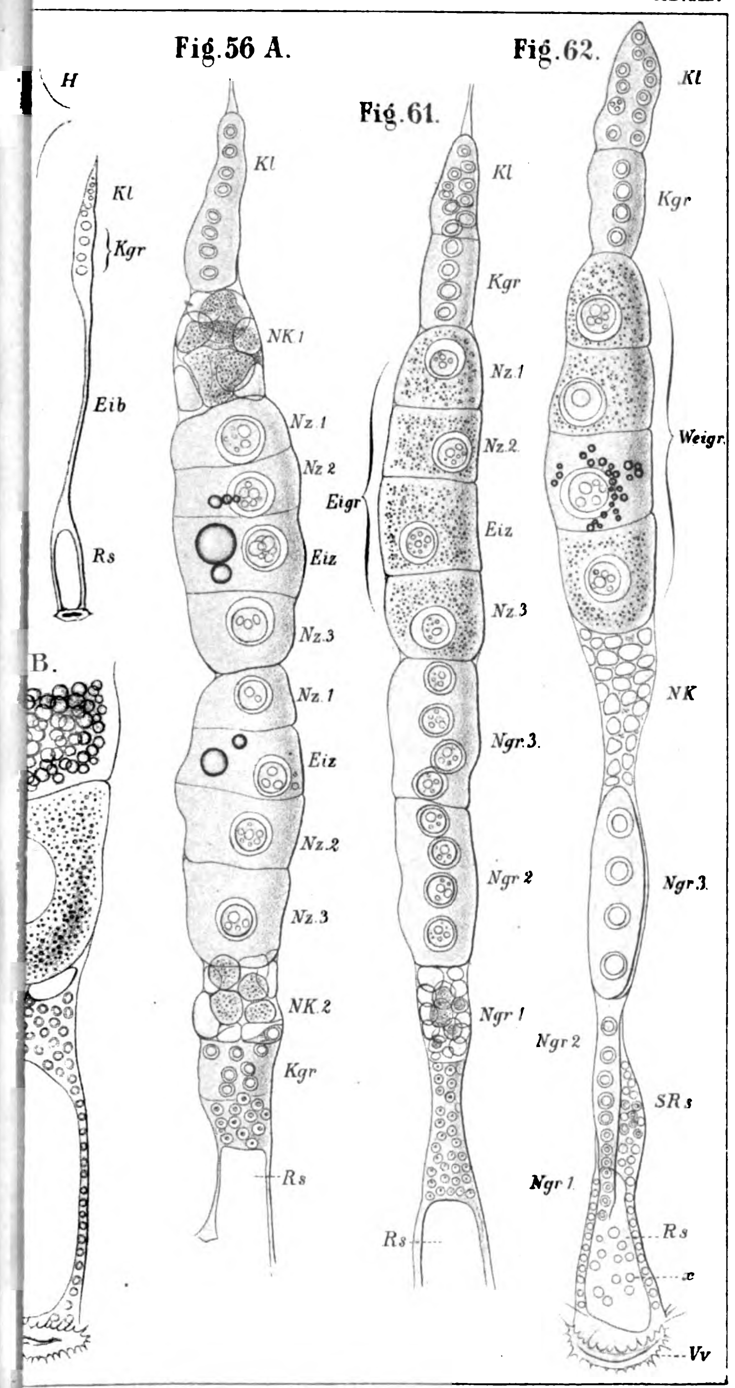



Lith. J. A. Hofmann, Würzburg

Digitized by Google

Digitized by Google

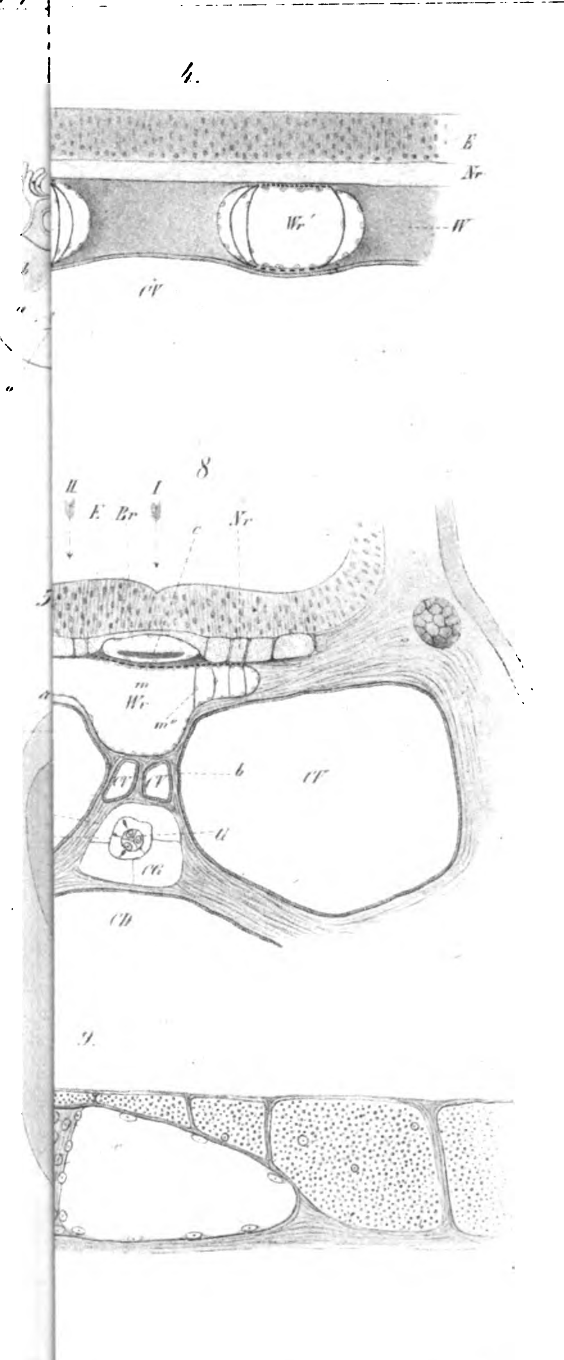
Taf. XI.




Lith J A. Hofmann, Würzburg

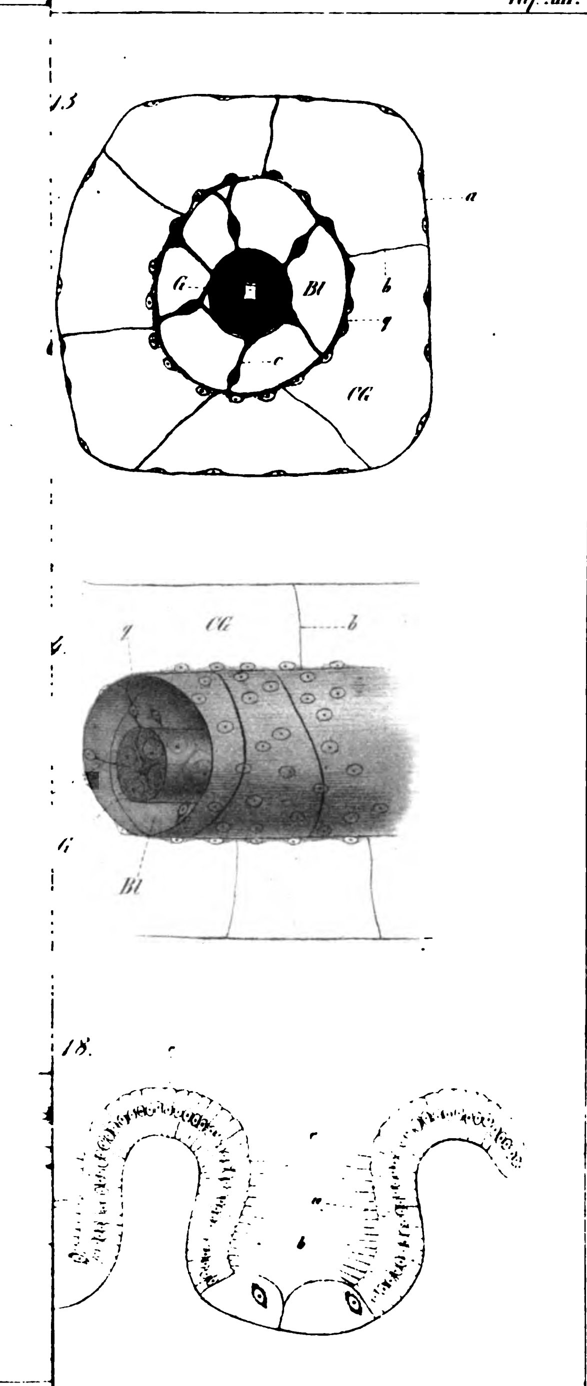
Digitized by Google

Digitized by Google




Digitized by Google

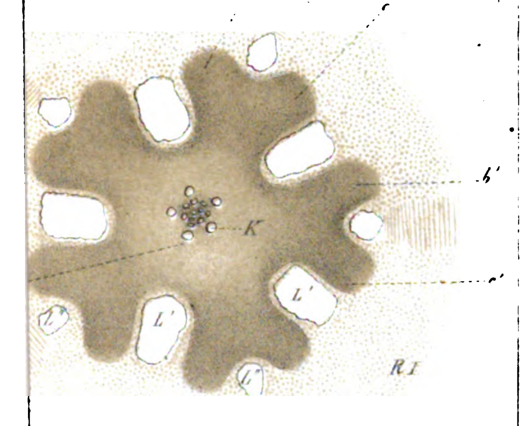
Digitized by Google

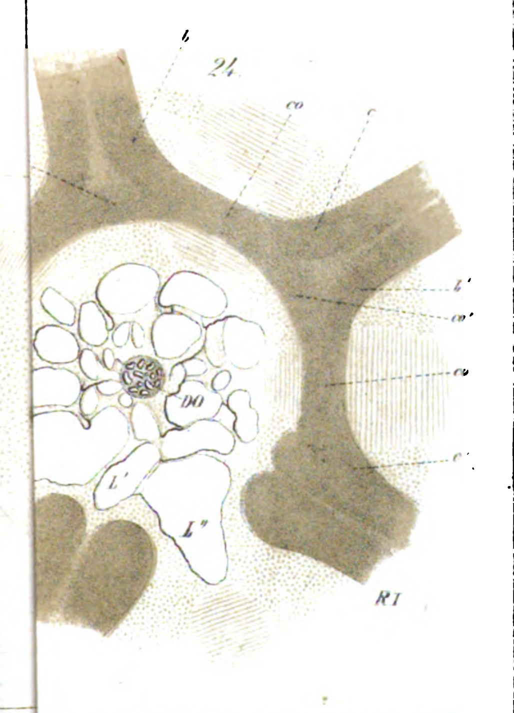

13.
a
G
Bl
b
g
c
CG
CG
g
b
G
Bl
18.
a
b

Digitized by Google

Zeitschrift

Taf. VIII.



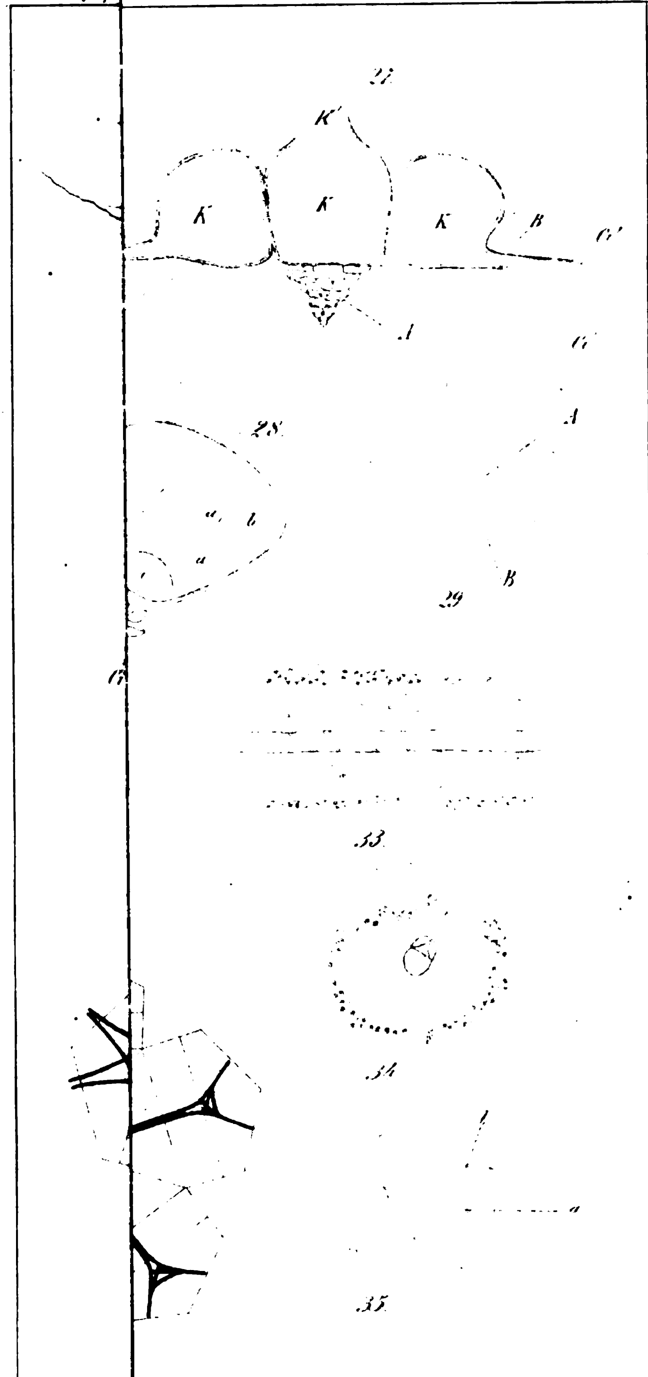




Ludwig del.

Lith. Anst. v. E. G.

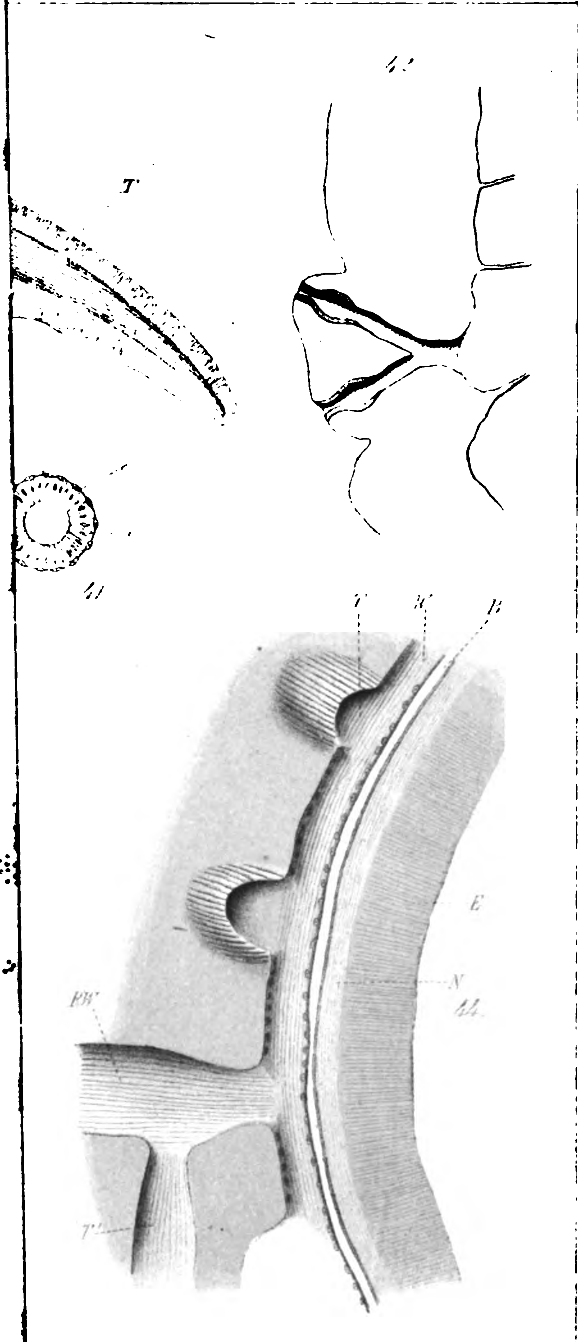
Digitized by Google

Digitized by Google

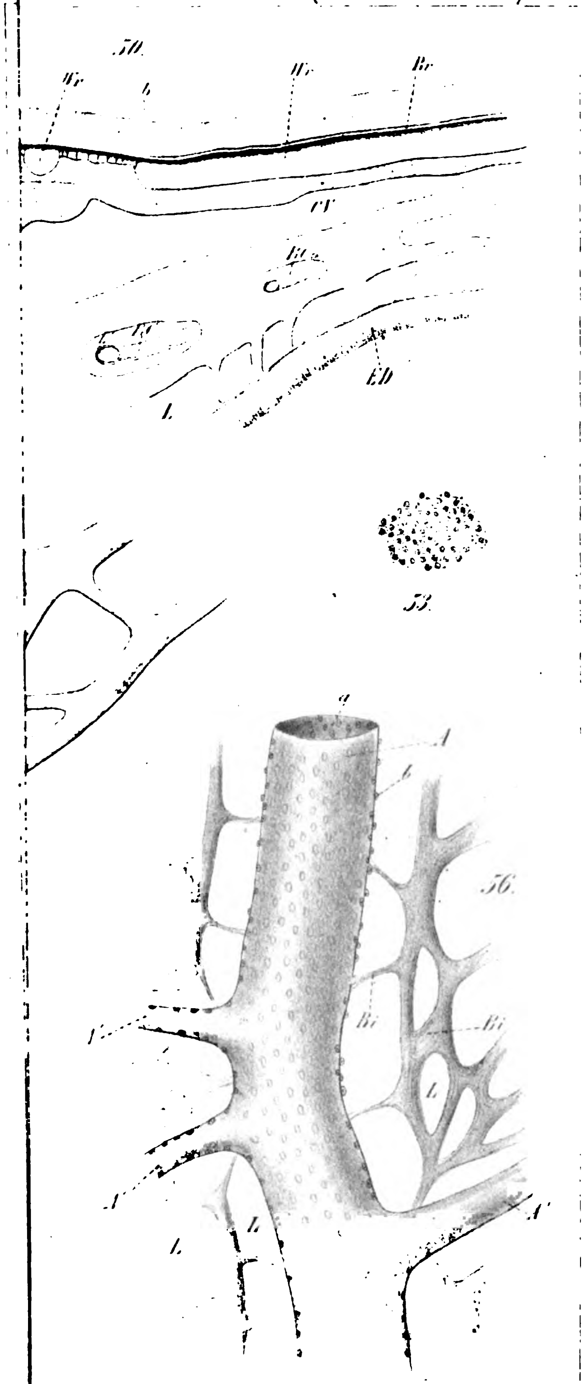



Digitized by Google

Digitized by Google

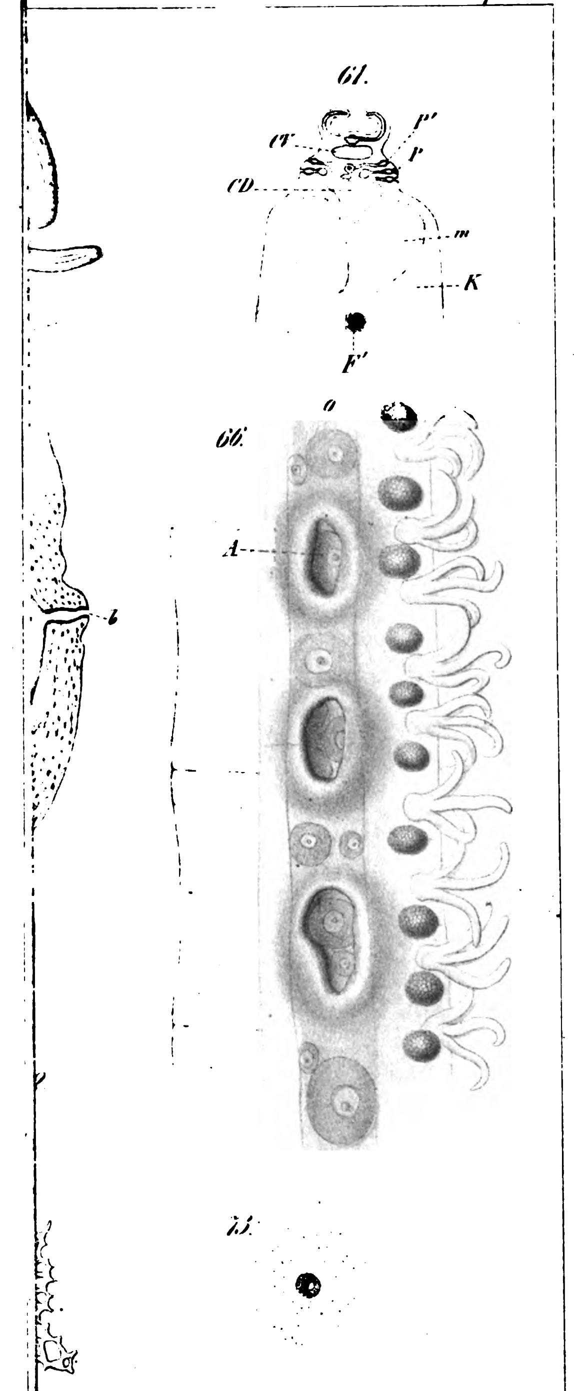

T
E
N
44.

Digitized by Google



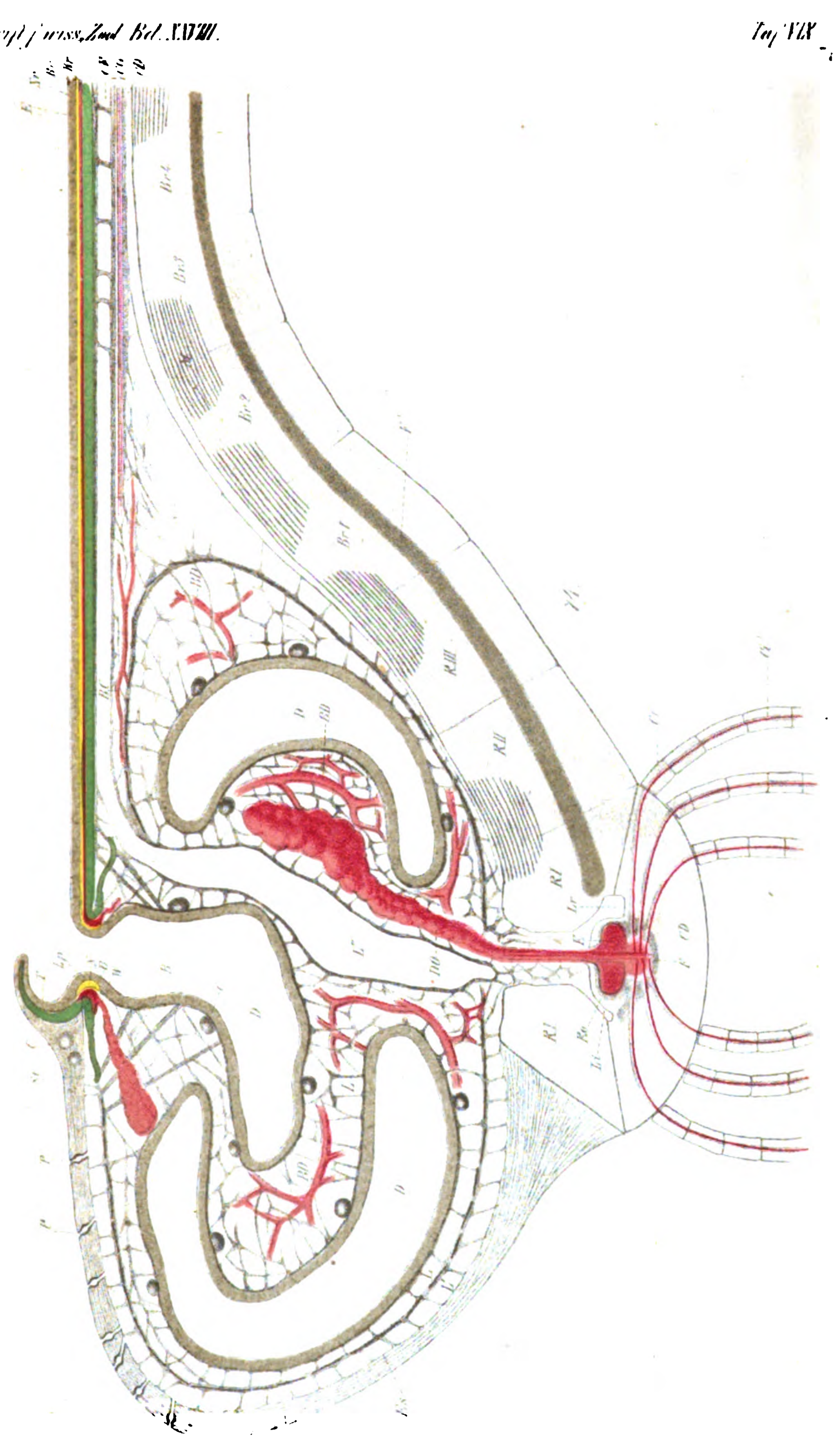

Digitized by Google

Digitized by Google



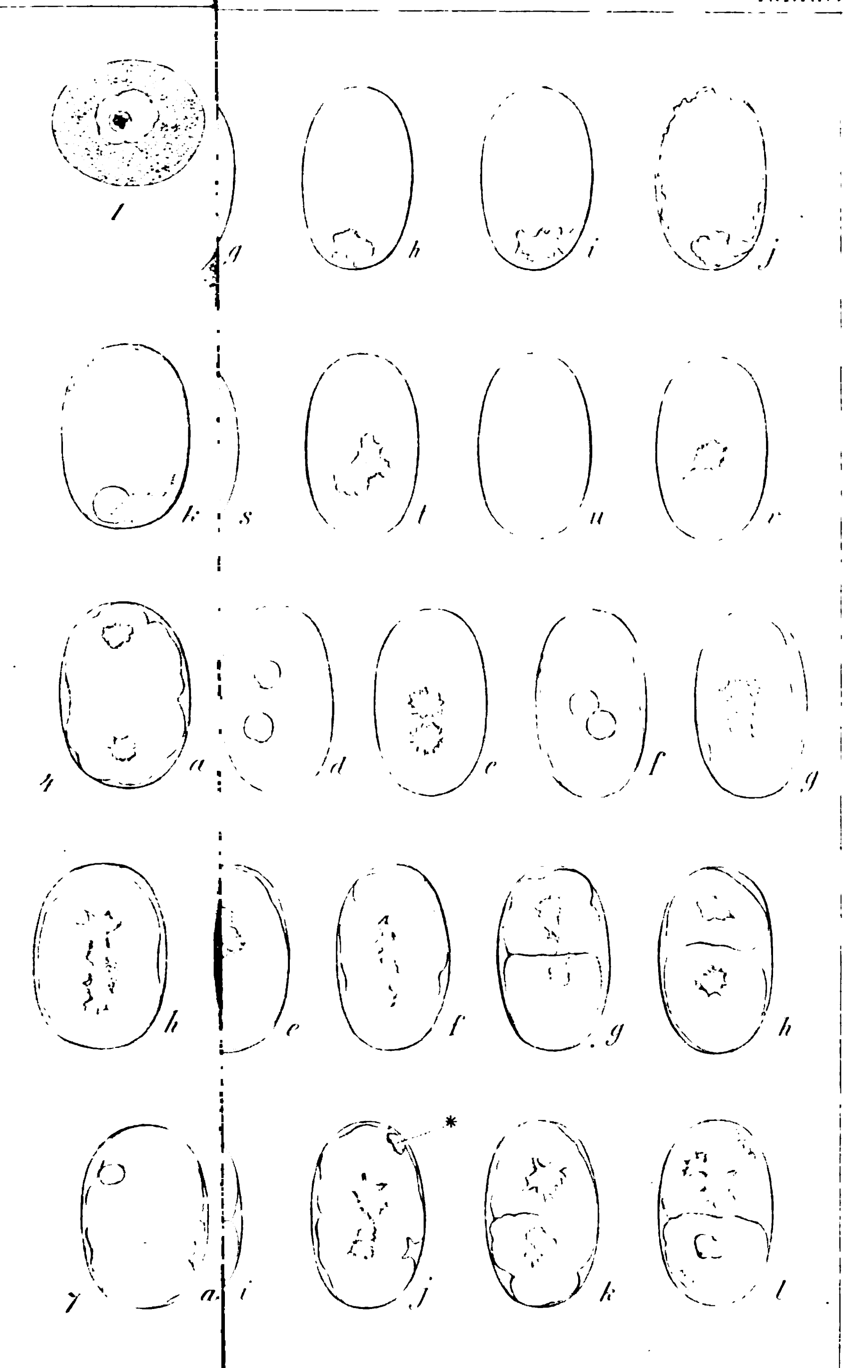

Digitized by Google

Digitized by Google



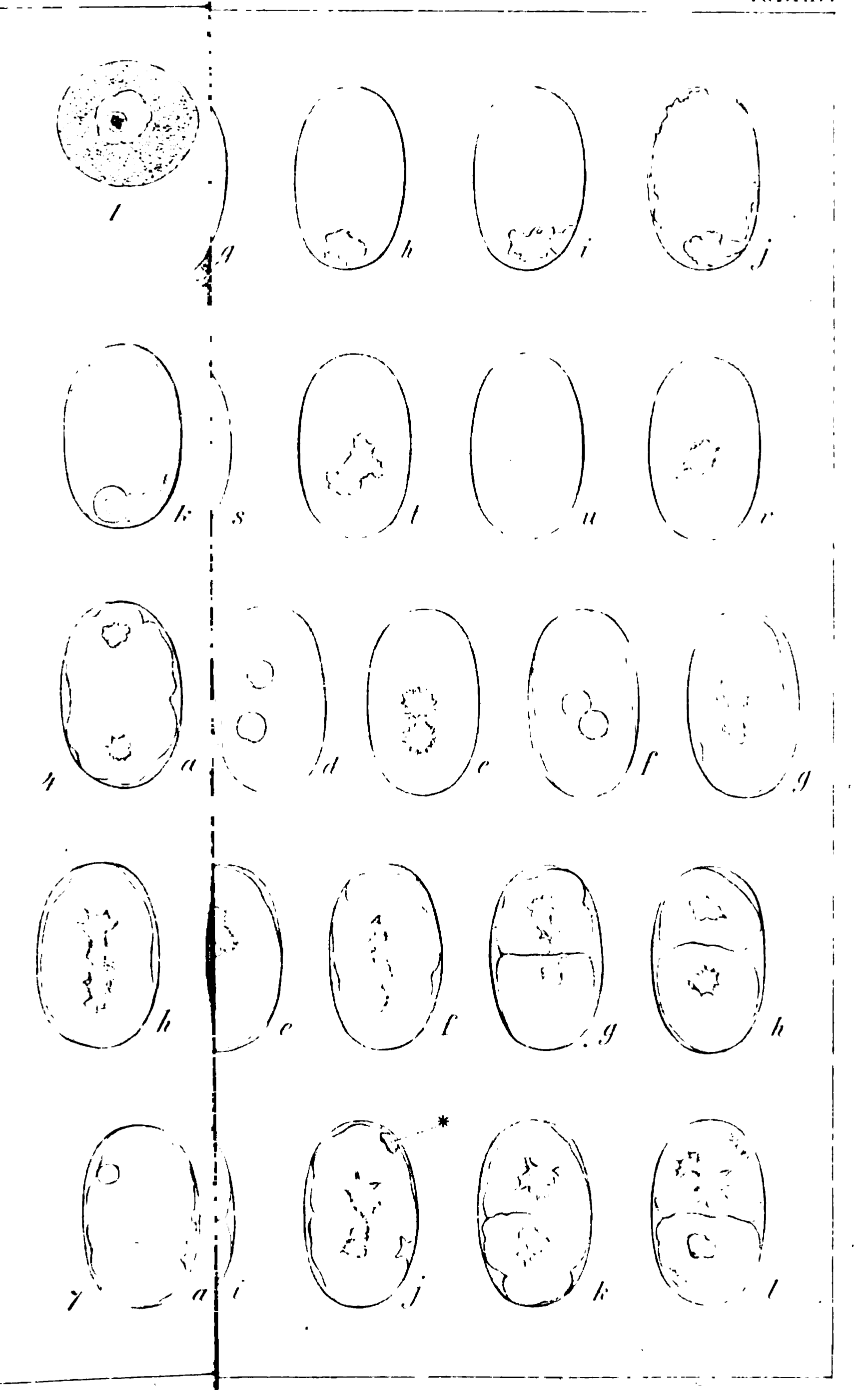
Digitized by Google

Digitized by Google



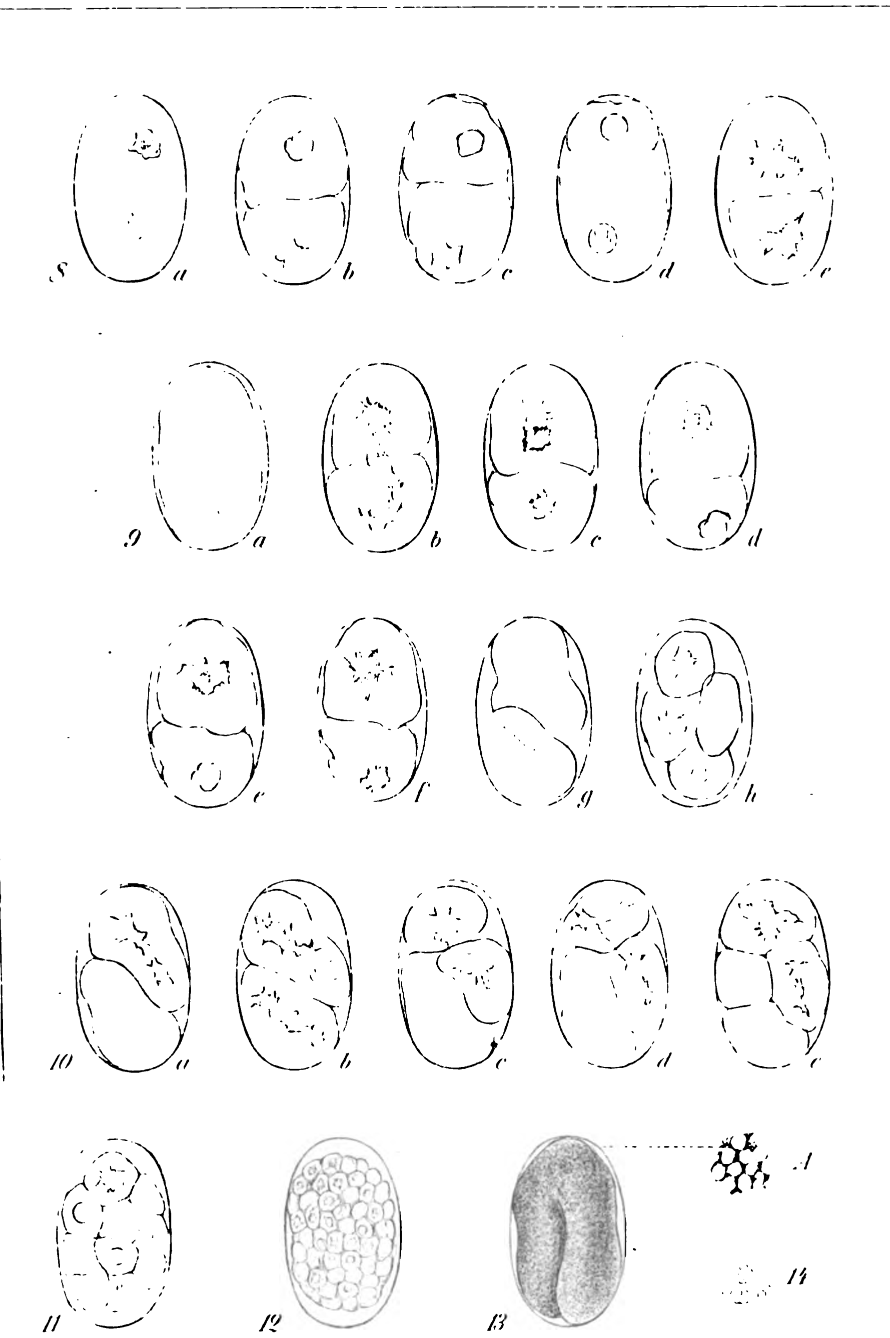

Digitized by Google

Digitized by Google



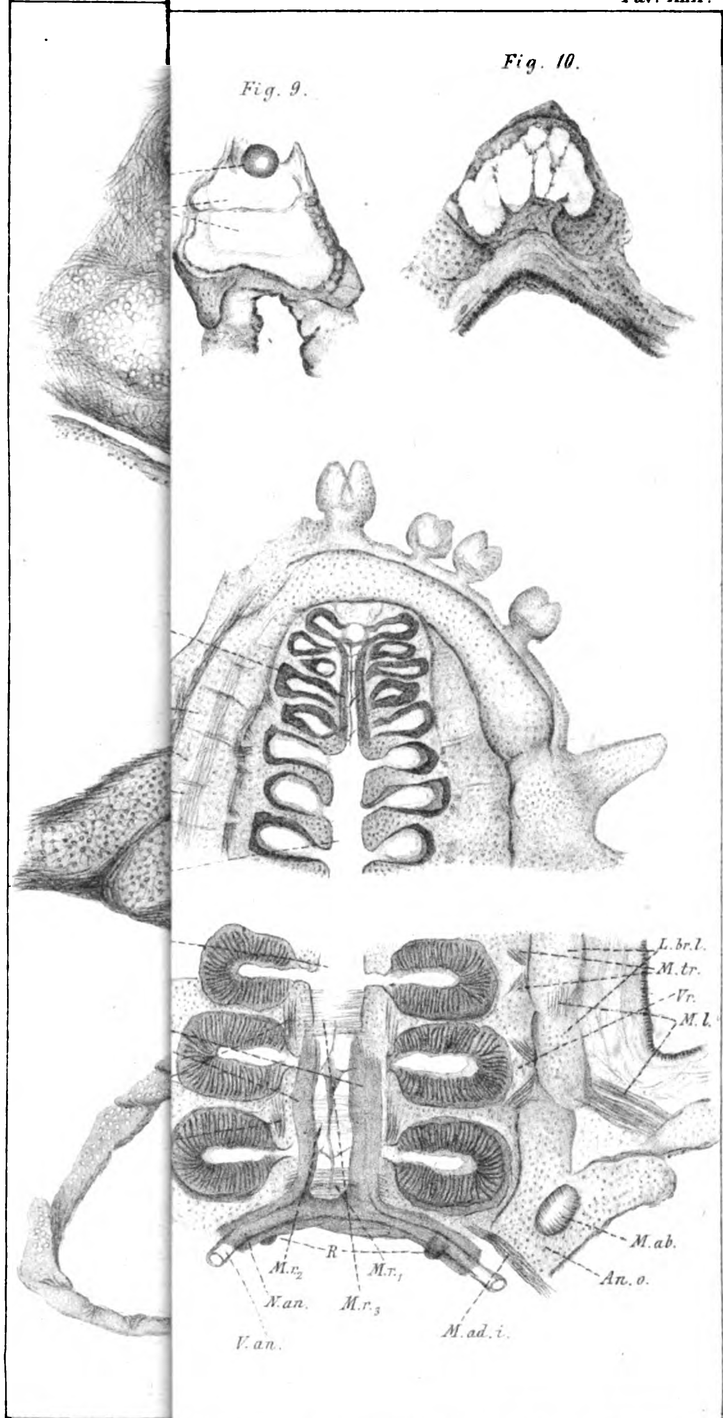

Digitized by Google

Digitized by Google




Digitized by Google

Digitized by Google




Heinr. Simroth del.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Digitized by Google

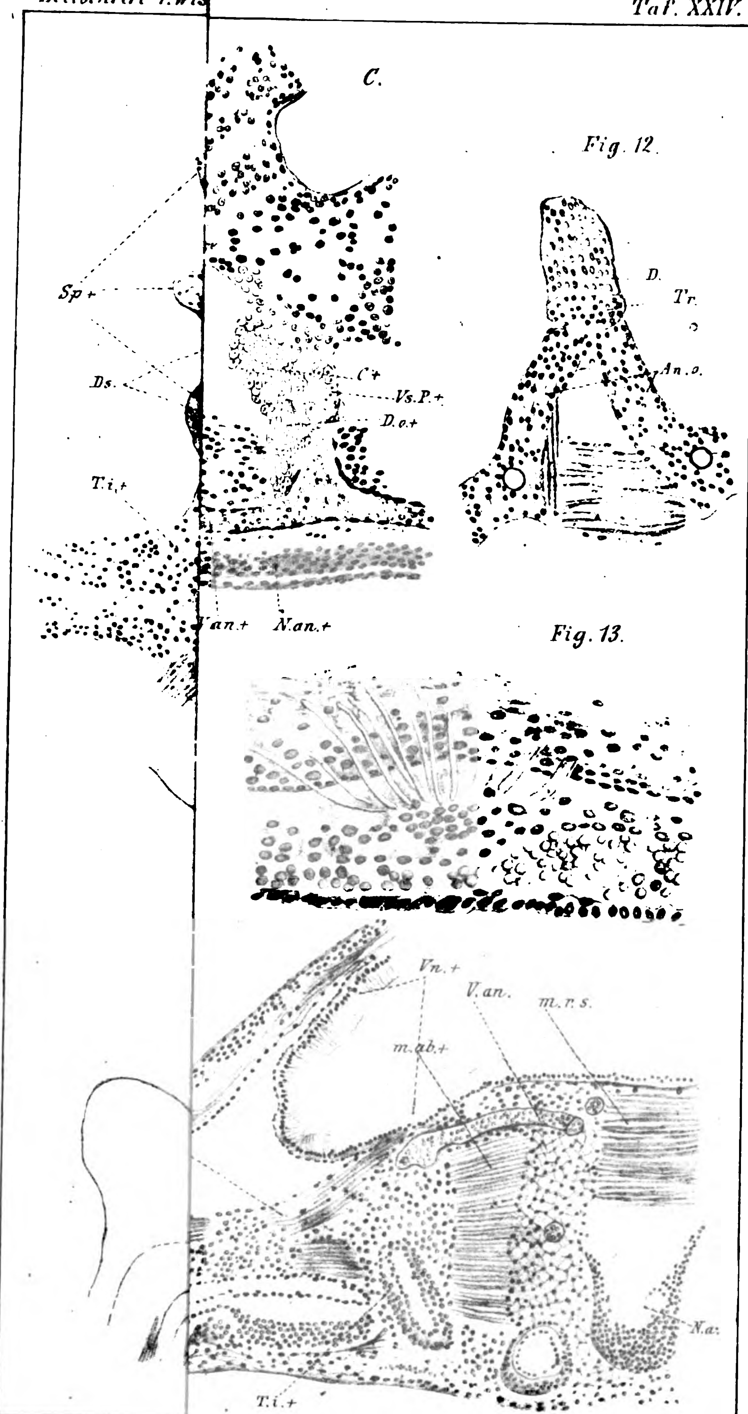
Digitized by Google




[He]inr. Simroth del.
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google




Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 18.

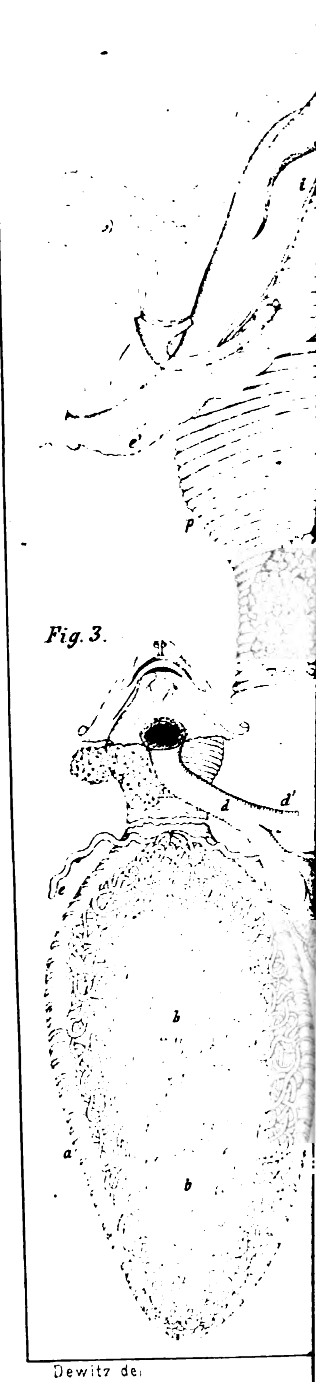
i

Heinr. Simroth del.

Digitized by Google

Digitized by Google

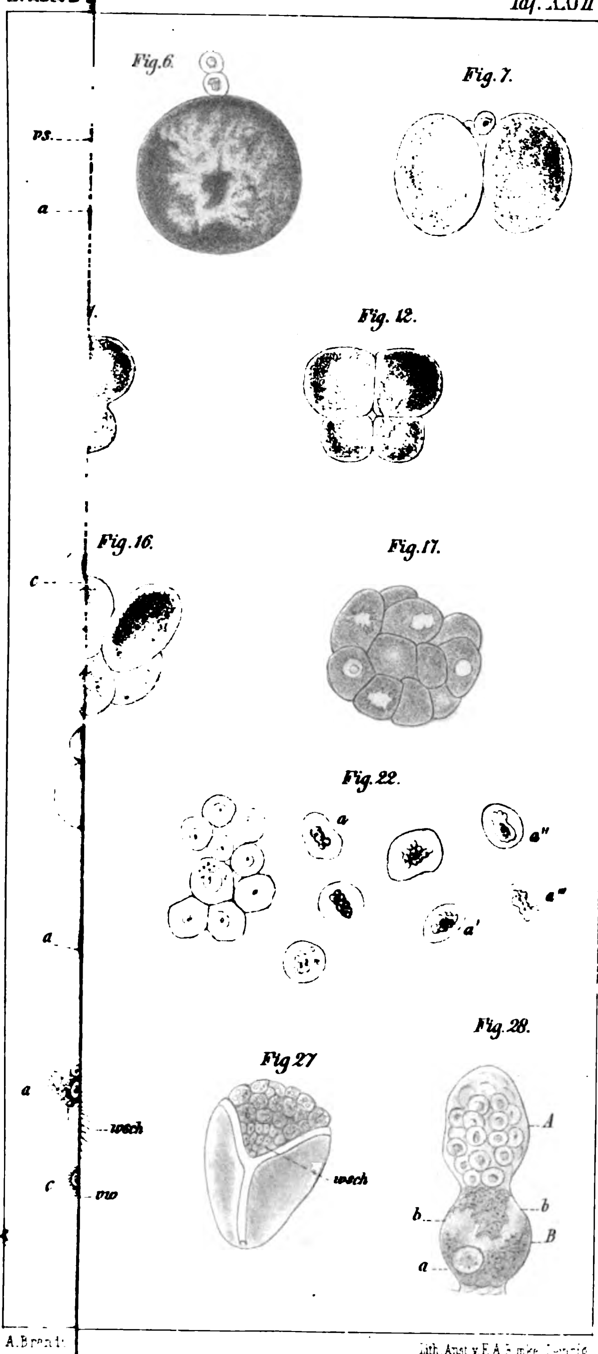
Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd.




Dewitz del.

Digitized by Google

Digitized by Google

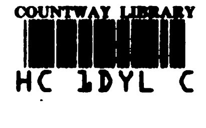



A. Brandt. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google


COUNTWAY LIBRARY
HC 1DYL C

Digitized by Google

